

Die Erregung einzelner Fadenhaare
von *Periplaneta americana*
in Abhängigkeit von der Größe und Richtung
der Auslenkung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Ralf Nicklaus

aus München

München 1964

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg

1965.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. HANSJOCHEM AUTRUM

2. Berichterstatter: Prof. Dr. ALFRED KAESTNER

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Januar 1965

Sonderdruck

aus Z. vergl. Physiologie, Bd. 50, Heft 4, S. 331—362 (1965)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DIE ERREGUNG EINZELNER FADENHAARE
VON *PERIPLANETA AMERICANA*
IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GRÖSSE UND RICHTUNG
DER AUSLENKUNG *

Von

RALF NICKLAUS **

Mit 14 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. Februar 1965)

A. Einleitung

I. Literaturübersicht

Nach ersten Andeutungen von BURMEISTER (1839) und PACKARD (1871) beschrieb VOM RATH (1888) die Sensillen auf den Cerci von *Gryllus domesticus*. Er fand, daß die Fadenhaare in besonders gestalteten Chitinbechern eingelenkt sind und daß sie von je einer Sinneszelle innerviert werden.

Im Anschluß an Versuche von GRABER (1885) entwickelte sich eine ausgedehnte, von Mißverständnissen begleitete Diskussion über die chemische Empfindlichkeit der Cerci. Die Mechanorezeptoren auf den Cerci wurden zunächst wenig beachtet. So schreibt KOLBE (1893): „Und wenn es wahr ist, dass die Raife der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*), wie GRABER aus seinen Experimenten mit diesem Insekt schliesst, für Gerüche empfänglich sind, so könnte man sie als „Afterfühler“ den „Kopffühlern“ gegenüberstellen. Als Sinnesorgane, und zwar zum Tasten, dienen die Raife jedenfalls bei den meisten der damit ausgerüsteten Insekten.“

SIHLER (1924) veröffentlichte eine umfassende histologische Untersuchung über die Sinnesorgane auf den Cerci der Insekten, so auch von *Periplaneta americana*. Er hält chemische Sinnesorgane auf den Cerci für unwahrscheinlich und vermutet bei den Orthopteren eine besondere Bedeutung der Fadenhaare. Obwohl ihm bekannt ist, daß die Fadenhaare bei leichten Luftbewegungen mitschwingen, hält er sie doch weiterhin für Tastsinnesorgane. Ihre bedeutende Länge soll eine sichere Berührung mit dem Boden gewährleisten, zumal die Cerci nur wenig beweglich sind.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

** Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich für das Thema und die Unterstützung bei der Arbeit. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft gefördert.

PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936a) untersuchten die Fadenhaare von *Periplaneta americana* erstmals mit elektrophysiologischer Methodik. Sie leiteten bei Reizung mit Schallwellen vom Cercalnerven Summenpotentiale ab. Dabei fanden sie empfindliche Reaktionen schon auf leichte Luftbewegungen und Synchronisation zwischen der Frequenz der Summenpotentiale und der Reizfrequenz bei Reizfrequenzen von 50 bis 800 Hz. Erregungszunahme im Cercalnerven trat bis zu einer Reizfrequenz von 3000 Hz auf.

Vergleichende Untersuchungen an anderen Orthopteren mit gleicher Methodik (z. B. HASKELL 1956a; KATSUKI und SUGA 1958) führten zu ähnlichen Ergebnissen.

AUTRUM (1936, 1942) klärte die Grundlagen des Schallempfangs durch haarförmige Sensillen: Haare sprechen auf die Schallschnelle und nicht auf den Schalldruck an.

Eingehendere Untersuchungen über die Rezeptoreigenschaften der Fadenhaare fehlen bisher. Dagegen liegen ausführliche Untersuchungen über die weitere Verarbeitung der Erregung der Fadenhaare vor (z. B. PUMPHREY und RAWDON-SMITH 1937; ROEDER 1948a, 1950, 1963; YAMASAKI und NARAHASHI 1960).

In der Methodik basiert die vorliegende Arbeit insbesondere auf den Untersuchungen von WOLBARSH (1960) und THURM (1962, 1963, 1964).

Die neuere Literatur über allgemeine sinnesphysiologische Fragen und Untersuchungen an anderen Mechanorezeptoren ist in folgenden Referaten zusammengestellt: BURKHARDT (1960, 1961); HOFFMANN (1963, 1964); SCHWARTZKOPFF (1960, 1962).

II. Zielsetzung der eigenen Untersuchungen

Im Mittelpunkt dieser Arbeit steht die Frage nach der Abhängigkeit der Erregung des einzelnen Fadenhaares von der Größe und Richtung der Auslenkung. Die elektrophysiologischen Ergebnisse werden erstens im Zusammenhang mit dem Bau und dem dynamischen Verhalten der Fadenhaare und zweitens unter dem Gesichtspunkt ihrer biologischen Bedeutung diskutiert.

III. Zusammenstellung wichtiger Begriffe

1. Zur Auslenkung

Ausgangsstellung: Stellung des Haares zu Beginn der Auslenkung.

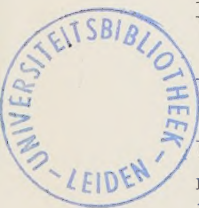
Auslenkung: Abbiegung des Haarschaftes am Insertionsapparat.

Durchbiegung: Formänderung des Haarschaftes unter dem Einfluß der rücktreibenden Kraft; S. 340.

Ebene der Auslenkung: die Ebene, in der sich der Haarschaft während der Auslenkung bewegt; Abb. 6.

Größe der Auslenkung: Betrag der Auslenkung (α); Abb. 6.

Haarschaft: Haar im engeren Sinne; wird gebraucht, wenn Haar mehrdeutig wäre.



Optimal im Zusammenhang mit Reiz oder Auslenkung: die nichtangegebenen Parameter sind so gewählt, daß maximales Rezeptorpotential resultiert.

Richtung der Auslenkung: (β); Abb. 6.

Richtungskreis: gedachter Kreis, auf dem die Richtungen angegeben sind.

Ruhestellung: S. 341. *Vorzugsebene*: S. 339. *Wirksame Haarlänge*: S. 341.

2. Zur Erregung

Ausgangspotential: Potential zwischen den Elektroden, wenn das Haar in der Ausgangsstellung steht.

Impulse: fortgeleitete Erregung (Spikes).

Kennlinie: Kurve für die Abhängigkeit der Erregung von der Größe der Auslenkung.

Potentialanstieg, *Potentialabfall*: Diese Begriffe sind stets auf das Rezeptorpotential, nicht auf das Membranruhepotential bezogen.

Potentialspitze: (S); Abb. 9. *Potentialplateau*: (P); Abb. 9.

Reaktion: Summe der erfaßbaren Potentialänderungen unter der Wirkung der Auslenkung.

Rezeptorpotential: übergeordneter Begriff für *Generatorpotential* (= *Depolarisation*) und *Hyperpolarisation*; S. 347.

B. Angaben über die Versuchstiere

Die Untersuchungen wurden an *Periplaneta americana* L. durchgeführt. Zwischen Männchen und Weibchen wurden in Bau und Funktion der Fadenhaare keine Unterschiede beobachtet. Eingehendere Untersuchungen wurden auf adulte Männchen beschränkt.

Die Präparation der Cercalnerven gelingt bei Männchen besser, weil der Fettkörper nicht so stark entwickelt ist. Bei Untersuchungen an einzelnen Fadenhaaren bieten die Männchen durch die größere Länge der Cerci und durch eine geringere Wölbung der Ventralseite des Abdomens ableit- und reiztechnische Vorteile.

Adulte Männchen erreichen in meinen Zuchten bis zu 40 mm Körperlänge (von Kopfspitze bis Hinterleibsende gemessen; ohne Anhänge; Kopf nach vorn geklappt). Adulte Weibchen sind etwa 3 mm kürzer.

Die Tiere wurden bei 24° C gehalten. Die Versuche wurden bei 18 bis 22° C durchgeführt.

C. Innervation und Bau der Fadenhaare

I. Innervation

Vom letzten Abdominalganglion aus ziehen beiderseits zwei Nerven zu den Cerci (Abb. 1). ROEDER (1948b) bezeichnet sie als mediane und laterale Cercalnerven. Nach meinen Präparationen tritt nur der stärkere, mediane Cercalnerv in den Cercus ein.

Der laterale Cercalnerv teilt sich 1 mm vor der Basis des Cercus in zwei gleichstarke Äste. Der eine Ast biegt scharf medianwärts um und innerviert die Sensillen der Supraanalplatte. Der andere Ast zieht zur Basis des Cercus. Er spaltet noch vor dem Cercus in zahlreiche, dünne Äste auf, die schwierig weiter zu verfolgen sind. Es kann deshalb nicht ausgeschlossen werden, daß ein Teil dieser dünnen Äste in den Cercus eintritt und Sensillen nahe der Basis innerviert. Wahrscheinlicher ist, daß sie sämtlich die Muskulatur an der Basis der Cercus innervieren. Da

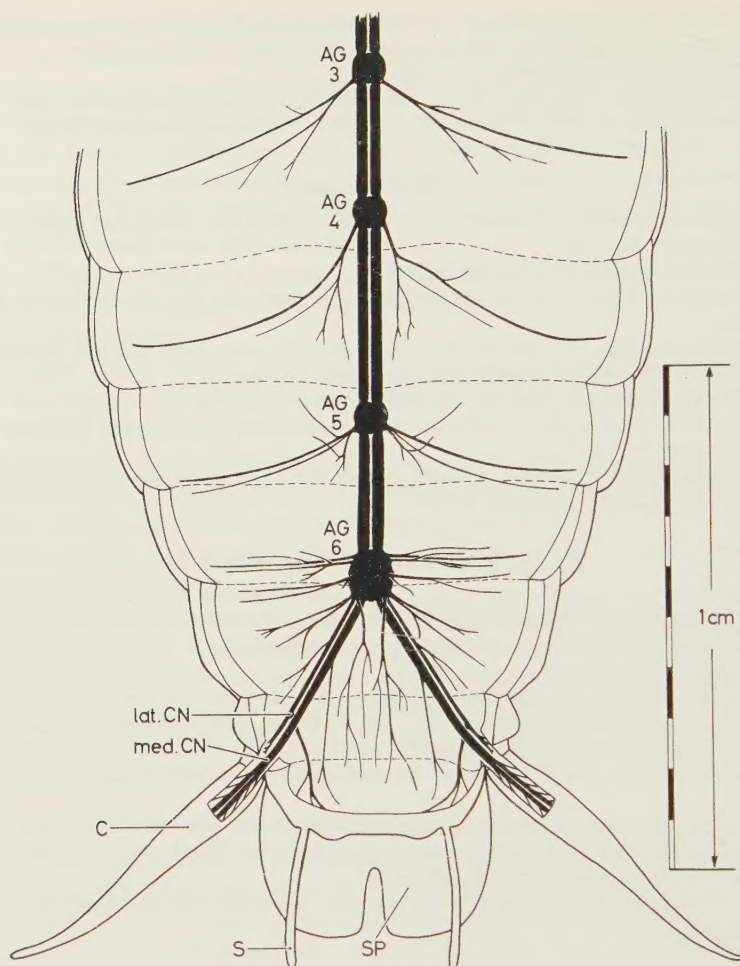


Abb. 1. Ventrale Ansicht des Nervensystems eines adulten Männchens von *Periplaneta americana*. Die Darstellung umfaßt die von den Abdominalganglien drei bis sechs abgehenden Nerven. Die aboralen Ränder der entfernten Sternite sind gestrichelt eingezeichnet. Die Nerven sind teilweise nicht bis zu ihrem peripheren Ende gezeichnet. Maßstabsgetreue Wiedergabe der Nervendurchmesser. AG 3 drittes Abdominalganglion; lat. CN lateraler Cercalnerv; med. CN medianer Cercalnerv; C Cercus; S Stylus; SP Supraanalplatte

sich im lateralen Cercalnerven keine von den Fadenhaaren kommende Erregung nachweisen ließ, muß angenommen werden, daß zumindest die Fadenhaare sämtlich von Fasern des medianen Cercalnerven innerviert werden. Die eigenen Befunde stimmen besser mit den Angaben von ROEDER, TOZIAN und WEIANT (1960) als mit denen von ROEDER (1948b) überein. Der die Supraanalplatte versorgende Ast des lateralen Cercalnerven ist bei ROEDER nicht erwähnt.

Kurz nach Eintritt in den Cercus teilt sich der mediane Cercalnerv in zwei gleichstarke Äste, die beide, allmählich dünner werdend, den Cercus durchziehen.

Der mediane Cercalnerv ist mit $200\ \mu$ Durchmesser der stärkste Nerv des Abdomens und gibt damit einen Hinweis auf die Bedeutung der Sensillen des Cercus. Querschnitte durch den Nerven zeigen neben zahlreichen dünneren Fasern eine große Zahl von Fasern mit einem Durchmesser von mehr als $5\ \mu$ (Abb. 2). Da der mediane Cercalnerv keine motorischen Fasern enthalten kann — im Cercus liegen keine Muskeln — und auch elektrophysiologisch keine Efferenz nachgewiesen werden konnte, müssen alle seine Fasern sensorisch sein. Histologische Befunde sprechen dafür, daß die Fadenhaare von den stärksten Fasern innerviert werden. Elektrophysiologische Beobachtungen stützen die Annahme, daß die Fadenhaare von überdurchschnittlich starken Fasern innerviert werden: Bei beliebigem, tiefen Einstich in den Cercus läßt sich mit unlackierten Metallelektroden Erregung von den Fadenhaaren ableiten.

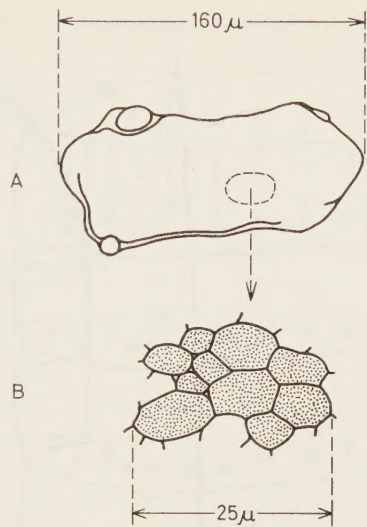


Abb. 2. A Querschnitt durch den medianen Cercalnerv eines adulten Männchens. Lage der Schnittebene: im Abdomen, nahe der Basis des Cercus. Maximaler Nervendurchmesser in vivo $200\ \mu$: 20% Schrumpfung beim Fixieren. B Vergrößerter Ausschnitt von A. Maximaler Faserdurchmesser im Präparat $9\ \mu$. Inhalt der Faserquerschnitte punktiert. Etwas schematisiert

II. Bau

An Totalpräparaten (mit Methylenblau gefärbt) konnte nie mehr als eine Sinneszelle an jedem Haar beobachtet werden. Der distale Fortsatz der Sinneszelle endet nahezu zentral am Insertionsapparat (Abb. 3). Die Sinneszelle selbst liegt nicht zentral unter der Kuppel, sondern stets in Richtung auf die Basis des Cercus verschoben. Der proximale Fortsatz der Sinneszelle tritt nicht sofort in das Lumen des Cercus ein, sondern läuft zunächst unter der Hypodermis entlang. Die trichogene Zelle umgibt den distalen Fortsatz und den distalen Teil des Sinneszellkörpers. Sie füllt die Kuppel, in deren Mitte sich der eigentliche Insertionsapparat befindet, vollständig aus.

Der Haarschaft ist von einem ringförmigen Chitinwall umgeben. Außerdem findet sich ein in die Kuppel hineinragender Chitinzyylinder. In der Aufsicht zeigen Kuppel und Wall nur unbedeutende Abweichungen von der Radiär-Symmetrie. Richtungsabhängige Unterschiede in der Dicke der Chitinteile des Insertionsapparates wurden beobachtet, ergaben aber bisher kein einheitliches Bild.

Lange Haare sitzen in großen, kurze Haare in kleinen Kuppeln, so daß allgemein von großen und kleinen Haaren gesprochen werden kann.

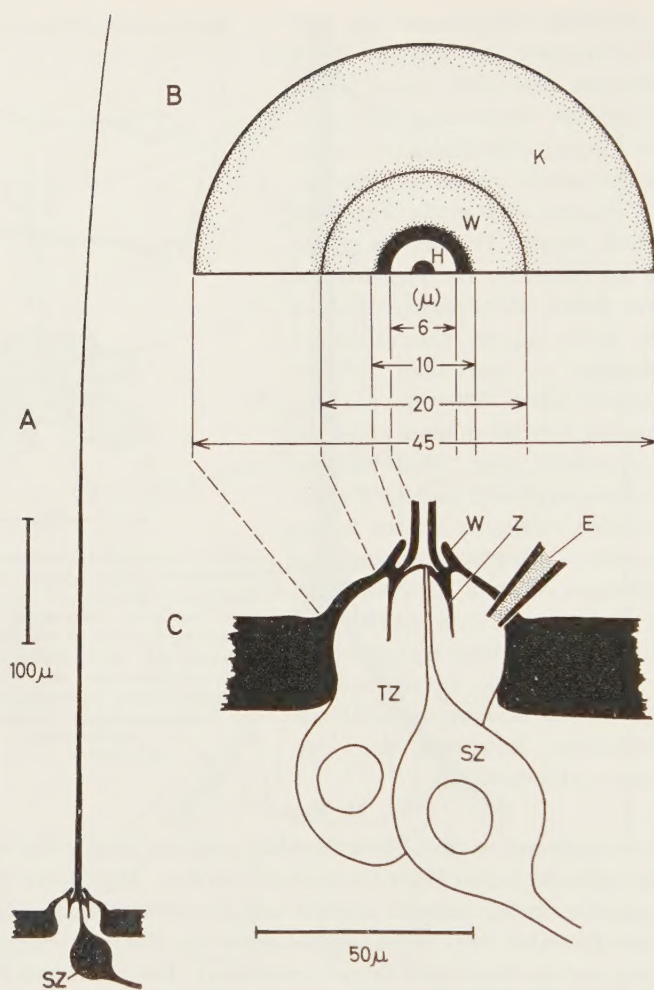


Abb. 3. A Großes Fadenhaar mit Insertionsapparat und Sinneszelle. Maßstabsgetreue Darstellung. B Aufsicht auf die halbe Kuppel. Das Haarlumen und der Raum zwischen Haar und Wall sind schwarz angegeben. Markante Durchmesser sind in μ eingetragen. Die Werte gelten für ein großes Haar. C Ausschnitt von A. Trichogene Zelle und Lage der differenten Elektrode bei Ableitung nach Methode C sind angegeben. Gestrichelte Linien weisen auf entsprechende Punkte in B hin. B ist stärker vergrößert als C. E differente Elektrode; H Haarwand; K Kuppel; SZ Sinneszelle; TZ trichogene Zelle; W Wall; Z innerer Chitinzyylinder. Nach Totalpräparaten, mit Methylenblau gefärbt. Schematisiert. In prinzipieller Übereinstimmung mit SIHLER

SIHLER (1924) gibt eine geringere maximale Haarlänge als Abb. 3 an. Prinzipiell besteht gute Übereinstimmung mit den Angaben dieser Arbeit.

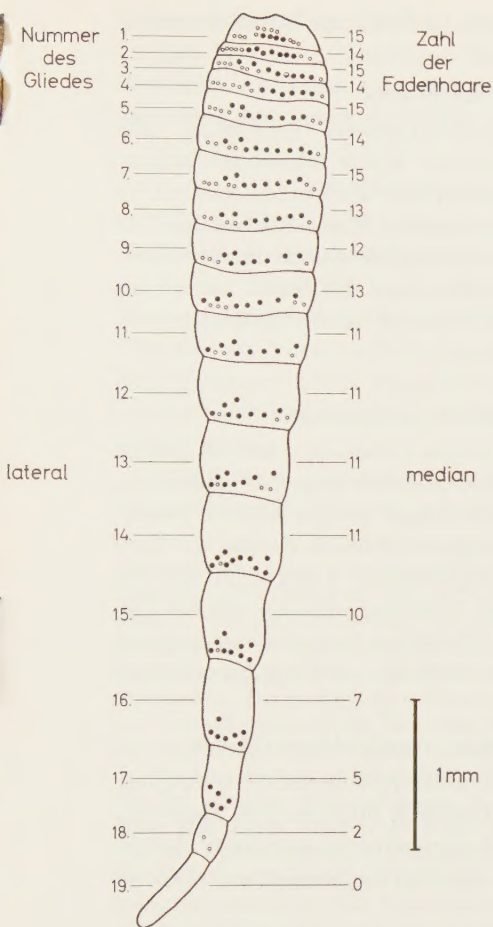


Abb. 4

Ist zu den Haaren die Lage der Vorzugsebene als kurze Linie durch den Kreis eingezeichnet. Über dem 7. Glied sind die den Reihen zugeordneten Buchstaben angegeben. Die Haare der i-Reihe sind besonders gekennzeichnet

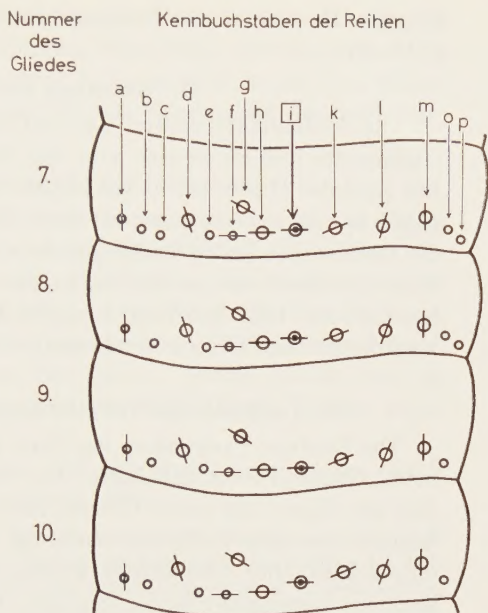


Abb. 5

Abb. 4. Rechter Cercus eines adulten Männchens von ventral. Große Haare sind durch ausgefüllte, kleine Haare durch nichtausgefüllte Kreise dargestellt. Die Abstände zwischen den Haaren wurden bei Betrachtung senkrecht zur Oberfläche des Cercus festgelegt. Da die Ventralseite des Cercus gekrümmt ist, ist das angegebene Muster gegenüber einer Parallelprojektion in die Ebene etwas verzerrt

Abb. 5. Normale Verteilung der Fadenhaare auf den Gliedern sieben bis zehn des rechten, männlichen Cercus. Große Haare sind durch große, kleine Haare durch kleine Kreise dargestellt. So weit möglich, ist zu den Haaren die Lage der Vorzugsebene als kurze Linie durch den Kreis eingezeichnet. Über dem 7. Glied sind die den Reihen zugeordneten Buchstaben angegeben. Die Haare der i-Reihe sind besonders gekennzeichnet

D. Topographie der Fadenhaare

I. Gliederung der Cerci

Die Cerci adulter Weibchen sind bis 5,7 mm, die der Männchen bis 7,3 mm lang. Die Cerci sind gegliedert (Abb. 4). Der Cercus eines adulten Männchens besteht in der Regel aus 19 bis 21, selten auch aus 22 Gliedern. Die Cerci der Weibchen besitzen durchschnittlich ein Glied weniger als die der Männchen. Die wesentlich größere Länge des männlichen Cercus resultiert jedoch hauptsächlich aus größerer Länge der distalen

Glieder. Die Glieder des Cercus werden von der Basis zur Spitze numeriert (Abb. 4).

II. Verteilung der Fadenhaare

Die Fadenhaare stehen nur auf der Ventralseite des Cercus. Die Glieder des Cercus werden von der Basis zur Spitze allmählich länger. Die Zahl der Haare pro Glied nimmt zur Spitze des Cercus laufend ab (Abb. 4). Es kommt daher zu einer Häufung der Haare im basalen Teil des Cercus. Die Größe der Haare nimmt von der Mitte nach den Seiten ab. Nahe der Basis und an der Spitze des Cercus sind die Haare kleiner als im mittleren Teil. Die Verteilung der Fadenhaare ist zur Medianlinie der Ventralseite des Cercus nicht symmetrisch.

III. Vergleich des Verteilungsmusters verschiedener Cerci

Die Zahl der Fadenhaare auf Cerci gleicher Gliederzahl ist fast gleich: bei 21 Gliedern etwa 220 Haare. Die Anordnung der Haare ist so ähnlich, daß die Haare des einen Cercus, mit Ausnahme einiger kleiner Haare, denen eines anderen Cercus eindeutig zugeordnet werden können. Cerci unterschiedlicher Gliederzahl werden vergleichbar, wenn man bei den längeren bestimmte Glieder wegläßt. Die Verteilungsmuster rechter und linker Cerci sind spiegelbildlich gleich. Zwischen beiden Geschlechtern treten nur an der Spitze des Cercus Unterschiede im Verteilungsmuster auf.

IV. Vergleich des Verteilungsmusters verschiedener Glieder

Im mittleren Teil des Cercus ist das Verteilungsmuster deutlich gliedweise ähnlich (Abb. 5). Der gliedweise Vergleich führt zu dem Ergebnis: Die Fadenhaare sind auf dem Cercus in Längsreihen angeordnet. Auf jedem Glied steht ein Haar jeder Reihe. Zur Spitze des Cercus fallen die Reihen nacheinander aus.

Für die Zuordnung der Haare zu den Reihen sind folgende Merkmale wichtig:

1. Lage der Kuppel (= Ort des Haares) auf dem Glied. Unter Berücksichtigung der Formänderung der Glieder stehen Haare einer Reihe an entsprechenden Orten (Abb. 4 und 5).
2. Größe des Haares. Innerhalb einer Reihe ändert sich die Größe der Haare nur wenig und stets kontinuierlich (Abb. 4 und 5).
3. Lage des Haarschaftes im Raum. Die Ventralseite der Glieder ist gewölbt. Die Raumlage des Haarschaftes hängt deshalb vom Ort des Haares auf dem Glied ab.
4. Lage der Vorzugsebene. Haare einer Reihe sind durch gleiche Lage der Vorzugsebene zur Medianlinie des Cercus ausgezeichnet (Abb. 5; Besprechung der Vorzugsebene S. 339).

Durch Vergleich verschiedener Cerci wurde zunächst die normale Lage der Reihen auf dem Cercus bestimmt (Abb. 5). Die Haare eines

Cercus können den Reihen eindeutig zugeordnet werden, obwohl bei einigen Haaren in einzelnen Merkmalen erhebliche Abweichungen von der Norm auftreten. Auf den Gliedern 1, 2 und 16 ff. ist die Zuordnung zu einer bestimmten Reihe für einen Teil der Haare nicht durchführbar.

V. Bezeichnungssystem für die Fadenhaare

Ein Bezeichnungssystem für die Fadenhaare sollte die Anordnung in Längsreihen berücksichtigen. Es wird folgendes System eingeführt:

Jedem Haar des 3. Gliedes wird von lateral nach median in der Reihenfolge des Alphabets ein Buchstabe zugeordnet. Zu den Buchstaben wird als Index die Nummer des Gliedes gesetzt. Die Haare der folgenden Glieder werden entsprechend bezeichnet. Fallen Haare aus, so werden die Buchstaben gestrichen, die den ausgefallenen Reihen zugeordnet waren.

Bei diesem Bezeichnungssystem sind alle Haare einer Reihe durch den gleichen Buchstaben gekennzeichnet (Abb. 5).

Die d- und die g-Reihe sind durch eine besondere Lage ihrer Haare (sie liegen weniger weit distal als die benachbarten Haare) ausgezeichnet. Sie werden als Beispiele auf dem Cercus der Abb. 4 verfolgt: Die g-Reihe reicht ohne Unterbrechung vom 2. bis zum 16. Glied (g_2 bis g_{16}). Die d-Reihe zeigt Unregelmäßigkeiten: d_2 unsicher; d_3 vorhanden; d_4 fehlt (normalerweise vorhanden); d_5 bis d_8 vorhanden; d_9 vorhanden, aber um eine Stelle nach median verschoben (anormal); d_{10} bis d_{15} vorhanden. Die Festlegung der Reihen in Abb. 4 kann nur wenig überzeugen, weil die Vorzugsebene und die Raumlage des Haarschaftes gar nicht und auch die Größe der Haare nur in zwei Klassen dargestellt sind.

Da eine eindeutige Zuordnung zwischen den Haaren verschiedener Cerci möglich ist, können Untersuchungen an einzelnen Fadenhaaren auf ein bestimmtes Haar beschränkt werden. Es wurde i_{10} gewählt (Abb. 5). i_{10} besitzt die Maße der Abb. 3. Die Vorzugsebene steht senkrecht auf der Medianlinie des Cercus (Abb. 5). Zwischen den Haaren i_3 bis i_{12} konnten keine rezeptorphysiologischen Unterschiede beobachtet werden. Die Untersuchungen an einzelnen Fadenhaaren wurden an einem dieser fünf Haare durchgeführt.

E. Dynamik der Fadenhaare

I. Bewegung der Haare in Luftströmungen: die Vorzugsebene

Über der Ventralseite des Cercus wird durch Bewegen einer Hand in einigem Abstand vom Versuchstier eine kurzzeitige, schwache Luftströmung erzeugt. Die längeren Haare beantworten die Luftströmung mit einer Hin- und Rückbewegung in einer bestimmten Ebene. Diese Ebene ist von der Richtung der Luftströmung unabhängig. Sie wird im folgenden als Vorzugsebene des Haares bezeichnet (Abb. 6).

Aus einer Düse wird ein kontinuierlicher, schwacher Luftstrom gegen ein Haar geblasen. Es antwortet mit Dauerauslenkung und überlagerten Schwingungen geringer Amplitude, wenn die Richtung des Luftstromes mit der Vorzugsebene des Haares zusammenfällt. Kommt der Luftstrom senkrecht zur Vorzugsebene, so treten nur unregelmäßige Schwingungen

um die Ruhestellung des Haares auf. Dauerauslenkung und Schwingungen liegen bei allen Richtungen des Luftstromes in der Vorzugsebene des Haares.

Bei diesen Bewegungen in der Vorzugsebene wird das Haar am Insertionsapparat abgegeben: Es wird wie der Zeiger eines Meßinstruments

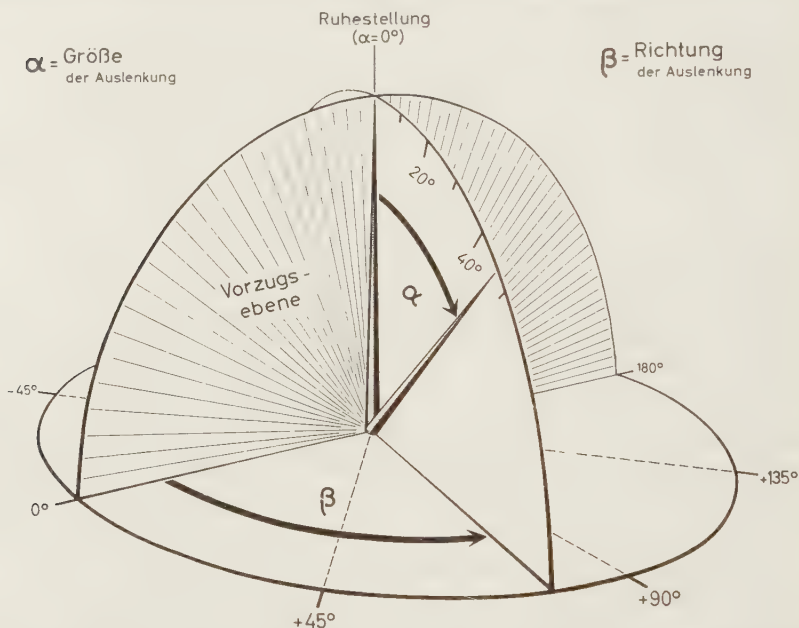


Abb. 6. Schema zur Auslenkung des Haares. Über dem Richtungskreis ist die Vorzugsebene und eine weitere Auslenkungsebene gezeichnet. Die Vorzugsebene ist radial-schraffiert. Das Haar ist in der Ruhestellung und in der zweiten Ebene um etwa 45° ausgelenkt eingezeichnet. Eine Auslenkung des Haares aus seiner Ruhestellung ist durch die Größe (α) und durch die Richtung (β) der Auslenkung bestimmt. In jeder Auslenkungsebene sind zwei entgegengesetzte Auslenkungsrichtungen möglich. Die beiden Richtungen der Vorzugsebene werden als 0° und 180° festgelegt. Die Richtung der Auslenkung wird als Abweichung von der 0° -Richtung in Winkelgraden angegeben. Abweichungen bis 180° im Uhrzeigersinn werden negativ, Abweichungen bis 180° im Gegenuhrzeigersinn positiv angegeben

ausgelenkt. In starken Luftströmungen tritt am Haarschaft zusätzlich Durchbiegung in Richtung der Strömung auf.

Die gegebene Darstellung des Bewegungsverhaltens ist vereinfacht: Auch in schwachen Luftströmungen tritt eine geringe Durchbiegung des Haarschaftes auf; darüberhinaus sind auch in anderen Ebenen als der Vorzugsebene geringe Auslenkungen feststellbar. Die Bewegungskomponenten in der Vorzugsebene sind jedoch in schwachen Luftströmungen wesentlich größer als die Komponenten in anderen Richtungen.

II. Lage der Vorzugsebene verschiedener Haare

Die Lage der Vorzugsebene eines Haares ist durch den Winkel, den die Vorzugsebene mit der Medianlinie des Cercus bildet, gekennzeichnet

(genauer: durch den Winkel zwischen der Medianlinie und der Schnittlinie der Vorzugsebene mit der Oberfläche des Cercus). Dieser Winkel ist für ein bestimmtes Haar bei verschiedenen Tieren und auch für alle Haare einer Reihe gleich: Die Haare einer Reihe bewegen sich in schwachen Luftströmungen in parallelen Ebenen (Abb. 5). Auf die Bedeutung der gleichen Lage der Vorzugsebene für die Festlegung der Reihen wurde bereits auf S. 338 hingewiesen.

Zwischen den Reihen bestehen große Unterschiede in der Lage der Vorzugsebenen (Abb. 5). Für die Haare der Reihen b, c, e, o und p können keine Vorzugsebenen angegeben werden. Diese Haare sind klein. In schwachen Luftströmungen konnten bei 200facher Vergrößerung an ihnen keine Bewegungen beobachtet werden. In starken Strömungen sind wegen der Durchbiegung des Haarschaftes keine sicheren Angaben über Auslenkungen dieser Haare möglich.

III. Abhängigkeit der rüctreibenden Kräfte von der Richtung der Auslenkung

1. Methode der Auslenkung

Die Spitze eines abgeätzten Wolframdrahtes wird in Nagellack eingetaucht und getrocknet. Sie ist dann von einer kleinen Lackkugel (10μ Durchmesser) umgeben. Die Lackkugel wird an den Schaft eines Haares herangeführt bis sie ihn berührt und dann wieder langsam zurückgezogen: Das Haar haftet durch Oberflächenkräfte an der Lackkugel und wird ausgelenkt. Während der Auslenkung treten am Haar zunehmend rüctreibende elastische Kräfte auf. Bei einer bestimmten Größe der Auslenkung löst sich das Haar von der Lackkugel und federt in seine Ruhestellung zurück.

Der Reizgeber (Wolframdraht mit Lackkugel) ist auf der Membran eines Kleinsprechers axial befestigt. Der Lautsprecher ist an der Peripherie eines Drehtisches befestigt, so daß der Reizgeber auf das im Zentrum stehende Haar zeigt. Der Reizgeber kann dann um das Haar gedreht und damit in jede Auslenkungsrichtung gestellt werden. Das Haar wird durch Änderung der am Lautsprecher angelegten Spannung ausgelenkt.

Die Kennzeichnung einer Auslenkung durch ihre Größe und ihre Richtung ist in Abb. 6 angegeben. Die Richtung wird an einer Winkelskala des Drehtisches abgelesen. Die Größe der Auslenkung wird wie folgt berechnet:

Der Lautsprecher wird vor der Auslenkung so ausgerichtet, daß die Bewegung des Reizgebers senkrecht zu dem in Ruhestellung stehenden Haar erfolgt. Die Länge des Haares zwischen dem Berührungspunkt des Reizgebers und der Basis des Haares in der Ruhestellung wird als wirksame Haarlänge bezeichnet. Zwischen dem Winkel der Auslenkung des Haares (α), der Bewegung des Reizgebers (ΔR) und der wirksamen Haarlänge (H) besteht dann die Beziehung:

$$\tan \alpha = \frac{\Delta R}{H}. \quad (1)$$

Bei dem benutzten Lautsprecher ist im Arbeitsbereich die Bewegung der Membran ($\equiv \Delta R$) der angelegten Spannung (ΔU) linear proportional. Bei den einzelnen Messungen eines Versuchs wird die wirksame Haarlänge konstant gehalten. Damit vereinfacht sich Gl. (1) zu:

$$\tan \alpha = K \cdot \Delta U; \quad (2)$$

$$\text{wobei} \quad K = \text{Versuchskonstante} = \frac{\tan \alpha}{\Delta U} \quad (3)$$

Zur Bestimmung von K wird entweder ein Winkel α unter dem Binokular gemessen oder die Bewegung des Reizgebers (ΔR) und die wirksame Haarlänge (H) werden für eine Auslenkung gemessen und der Winkel α nach Gl. (1) berechnet. Für die einzelnen Messungen eines Versuchs wird die angelegte Spannung (ΔU) an einem Potentiometer abgelesen und der Winkel α nach Gl. (2) berechnet.

Die Durchbiegung des Haares konnte nur unzureichend geschätzt werden. Im Versuch muß die Durchbiegung deshalb möglichst klein gehalten werden. Dies wird durch kleine wirksame Haarlänge erreicht. Andererseits werden die Meßfehler für die Bewegung des Reizgebers und für die wirksame Haarlänge groß, wenn die wirksame Haarlänge klein wird. Für Auslenkungen bis etwa 30° und eine wirksame Haarlänge zwischen 50 und 100μ kann K mit einem Fehler von $\pm 20\%$ bestimmt werden. Da K in Gl. (2) eine Multiplikationskonstante ist, hat $\tan \alpha$ und für kleine Winkel auch der Winkel α einen Fehler von $\pm 20\%$ (mit zunehmendem Winkel nimmt der Fehler ab). Der Meßfehler für die angelegte Spannung kann gegenüber dem Fehler von K vernachlässigt werden (gilt nicht für Auslenkungen unter 5°).

Das Verhältnis zwischen verschiedenen $\tan \alpha$ wird durch den Fehler von K nicht beeinflusst. Für das Verhältnis zwischen den Winkeln gilt dies zwar nicht generell, angenähert aber für kleine Winkel. Für Auslenkungen bis zu 20° gilt: Werden die Winkel in Prozent des größten Winkels angegeben, so wirkt sich ein Fehler von $\pm 20\%$ für K auf die Prozentwerte nur als ein relativer Fehler von $\pm 2\%$ aus. In Abb. 7 wird dies ausgenutzt.

Durchführung des Versuchs: An einem Haar wird für verschiedene Richtungen die Größe der Auslenkung bestimmt, bei der sich das Haar von der Lackkugel ablöst.

2. Ergebnisse

1. Die in einer bestimmten Richtung gemessene Größe der Auslenkung änderte sich im Laufe eines Versuchs (über mehrere Stunden) nur wenig (Abb. 7: Fehler der Mittelwerte für Richtungen im Bereich um 0° und 180°).

2. Die Größe der Auslenkung, bei der sich das Haar von der Lackkugel ablöst, ist richtungsabhängig (Abb. 7). Die Vorzugsebene ($0^\circ < > 180^\circ$) und die senkrecht auf ihr stehende Ebene ($-90^\circ \leftrightarrow -90^\circ$) sind Symmetrieebenen zu der Kurve, die die Meßpunkte verbindet. In der Vorzugsebene sind die Auslenkungen doppelt so groß wie in der zweiten Symmetrieebene. Die Werte für diese beiden Ebenen sind sehr gut gegeneinander gesichert.

3. Die Kurvenzüge in den vier von den Symmetrieebenen gebildeten Quadranten weichen voneinander ab (Abb. 7). Diese Abweichungen treten im allgemeinen in den beiden Richtungen einer beliebigen Ebene gleichartig auf, so daß die Kurvenzüge gegenüberliegender Quadranten ähnlicher sind als die benachbarter Quadranten.

4. In einigen Versuchen ergab sich eine Abweichung von den Erg. 2 und 3: In der einen Richtung der Vorzugsebene war die Auslenkung

größer als in der gegenüberliegenden Richtung. Die beiden Kurvenhälften zur Ebene ($-90^\circ \leftrightarrow +90^\circ$) sind dann verschieden groß, in der allgemeinen Form aber nicht verändert.

5. Für Richtungen im Bereich um $+90^\circ$ bzw. -90° gelingt es mit der angegebenen Untersuchungsmethode nicht, dem Haar die Aus-

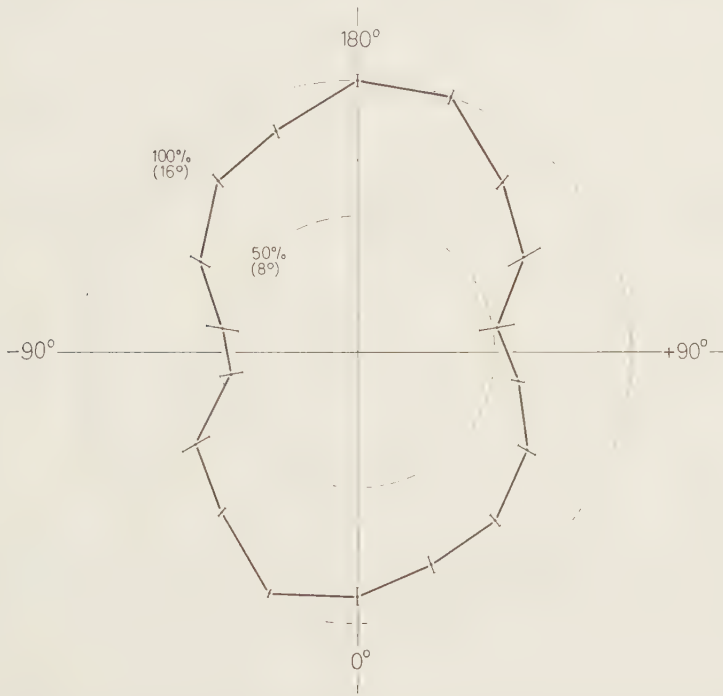


Abb. 7. Abhängigkeit der Größe der Auslenkung eines Haares, bei der eine konstante rücktreibende Kraft erreicht wird, von der Auslenkungsrichtung. — Die Größe der Auslenkung ist in Polarkoordinaten gegen die Auslenkungsrichtung aufgetragen. Die gestrichelten Kreise geben 100 % bzw. 50 % der maximalen Auslenkung an. In Klammern unter den Prozentangaben die entsprechenden Auslenkungsgrößen: 16° bzw. 8°. Die Meßpunkte sind Mittelwerte aus je vier Meßreihen zu jeweils fünf Einzelmessungen. Zu ihnen sind die mittleren quadratischen Fehler des Ergebnisses, berechnet aus den Abweichungen zwischen den Meßreihen, angegeben. Die Fehler sind nur für die Prozentangaben gültig

lenkungsrichtung aufzuzwingen, in der sich der Reizgeber bewegt. Das Haar weicht auf benachbarte Richtungen aus, indem es an der Lackkugel entlanggleitet (in geringerem Umfang auch, indem es sich geeignet durchbiegt). Die Größe der möglichen Richtungsabweichung hängt empfindlich von der genauen Form der Kontaktfläche ab und unterliegt deshalb bei den einzelnen Messungen großen Schwankungen. Dadurch werden die auffallend großen Fehler der Mittelwerte für Richtungen im Bereich um 90° verständlich. Da das Haar stets auf Richtungen ausweicht, in denen größere Auslenkungen möglich sind als in der gewünschten

Richtung, werden im Bereich um 90° zu große Auslenkungen gemessen. In Richtungen nahe 90° wurde in einigen Fällen weniger als 6° Auslenkung (also nur 35% der Auslenkung in der Vorzugsebene) gemessen.

6. Bei einer wirksamen Haarlänge von 100μ wurde die Durchbiegung des Haarschaftes in den Richtungen senkrecht zur Vorzugsebene ab 5° Auslenkung sichtbar, in den Richtungen der Vorzugsebene dagegen erst ab 10° Auslenkung (beobachtet wurde bei 200facher Vergrößerung). Bei der Auslenkung, bei der sich das Haar von der Lackkugel ablöst, täuscht die Durchbiegung in jeder Auslenkungsrichtung eine zusätzliche Auslenkung von etwa 2° vor. Diese geringe Durchbiegung konnte nur auf $\pm 50\%$ genau geschätzt werden. Sicher ist dagegen folgende Aussage: Die Durchbiegung des Haares ist bei Auslenkung um 8° in der Vorzugsebene wesentlich geringer als bei gleich großer Auslenkung senkrecht zur Vorzugsebene.

3. Diskussion

Das Haar löst sich von der Lackkugel, wenn die rücktreibende Kraft so groß geworden ist wie die Kraft zwischen Haar und Lackkugel. Unter der Annahme, daß die zweite Kraft für alle Auslenkungsrichtungen gleich groß ist, ergibt sich folgende Deutung der Ergebnisse:

In den Richtungen der Vorzugsebene wird die rücktreibende Kraft erst bei 16° Auslenkung so groß wie bei 8° (wahrscheinlich sogar weniger als 6°) Auslenkung senkrecht zur Vorzugsebene (Erg. 2 und 5). Die rücktreibende Kraft ist also senkrecht zur Vorzugsebene wesentlich größer als in ihr. Dies erklärt die Beobachtung, daß sich die Haare in schwachen Luftströmungen hauptsächlich in der Vorzugsebene bewegen (S. 339). Wenn das Haar in Richtungen im Bereich um 90° ausgelenkt wird, versucht es, auf Richtungen auszuweichen, in denen es gegen geringere rücktreibende Kräfte bewegt werden kann: Es wird durch Strukturen am Insertionsapparat zur Vorzugsebene abgedrängt (Erg. 5). Dies geschieht offenbar auch, wenn das Haar durch Luftströmungen ausgelenkt wird (S. 339). Die Durchbiegung ist in den Richtungen groß, in denen auch die rücktreibende Kraft groß ist (Erg. 6). Der Haarschaft muß deshalb in Bezug auf die Durchbiegung ungefähr radiär-symmetrisch gebaut sein. Lichtmikroskopische Untersuchungen widersprechen dem nicht. Die Abweichungen der Kurvenzüge in den einzelnen Quadranten gehen hauptsächlich auf Strukturen zurück, die in beiden Auslenkungsrichtungen einer Ebene wirken können (Erg. 3). Änderung der Kraft zwischen Haar und Lackkugel für einzelne Richtungen kommt deshalb nicht als Erklärung für diese Abweichungen in Frage. Dagegen könnten sie durch Strukturen am Insertionsapparat verursacht werden, die in der einen Richtung auf Zug, in der Gegenrichtung aber auf Druck beansprucht werden.

Daß die Kraft zwischen Haar und Lackkugel nicht nur zeitlich für eine Auslenkungsrichtung konstant bleibt (Erg. 1) sondern auch richtungsunabhängig ist, konnte nicht bewiesen werden. Unregelmäßige Änderungen der Kraft für einzelne Richtungen sind wegen des regelmäßigen Kurvenverlaufs ausgeschlossen (Abb. 7). Die gegenteilige Annahme: Die Kraft ändert sich entsprechend dem Kurvenverlauf in Abb. 7 regelmäßig mit der Richtung — kann allein die Ergebnisse 1 bis 6 in Zusammenhang mit dem Bewegungsverhalten des Haares in schwachen Luftströmungen keineswegs erklären. Darüberhinaus fordert diese Annahme eine regelmäßige Längsstruktur am Haarschaft: Sie ist nicht bekannt und widerspruchsfrei zu den Ergebnissen kaum denkbar.

Wenn die Auslenkung in den gegenüberliegenden Richtungen für alle Ebenen gleich groß ist (Erg. 3), dürfte das Haar in der Ruhestellung frei in der Mitte des Chitinwalls stehen. Mitunter steht es offenbar in einer Richtung der Vorzugsebene zum Wall hin verschoben (Erg. 4).

Die rücktreibenden Kräfte für kleinere Auslenkungen konnten bisher nicht verglichen werden. Berechnung nach dem „Hookeschen“ Gesetz ist nicht zulässig, da es sich bei den Fadenhaaren um zusammengesetzte elastische Systeme handelt.

F. Erregung der Fadenhaare

I. Methodik

Präparation. Kopf, Flügel und Beine des Versuchstieres wurden entfernt. Das Tier wurde dann mit den Dorsalseiten des Rumpfes und der Cerci auf dem Versuchstisch festgeklebt. Die Fadenhaare blieben mindestens 10 Std funktionsfähig.

Ableitung der Erregung. Erregung von den Fadenhaaren konnte mit folgenden Methoden abgeleitet werden:

Methode A. Am medianen Cercalnerven konnten Summenpotentiale abgeleitet werden (Methode von PUMPHREY und RAWDON-SMITH 1936a). Einzelableitungen gelangen am Cercalnerven weder durch Spaltung des Nerven noch durch Ausschalten der meisten Haare.

Methode B. Die fortgeleitete Erregung eines einzelnen Fadenhaares konnte abgeleitet werden, indem die differente Elektrode (abgeätzter Wolfrandraht) etwa eine Gliedlänge proximal vom Haar flach in den Cercus eingestochen wurde. Mit dieser Methode wurden die Ergebnisse kontrolliert.

Methode C. Mit einer Wolframnadel wurde die Kuppel eines Haares durchstochen. Durch die entstandene Öffnung wurde die differente Elektrode (Glaskapillare; Spitzendurchmesser 5 bis 10 μ) in die trichogene Zelle eingeführt (Abb. 3 C). Die indifferente Elektrode (Glaskapillare; Spitzendurchmesser 50 μ) wurde in die Spitze des Cercus gestochen. In den mit Insekten-Ringer-Lösung gefüllten Kapillaren wurden die Potentiale mit chlorierten Silberdrähten abgegriffen, über einen Kathodenfolger einem Kathodenstrahloszillographen zugeleitet und photographiert. Mit dieser Methode konnten das Rezeptorpotential und die fortgeleitete Erregung eines einzelnen Fadenhaares gleichzeitig abgeleitet werden (Abb. 8). Alle folgenden Ergebnisse wurden mit dieser Methode gewonnen.

Die Ableitbedingungen sind günstig: Beim Durchstechen der Kuppel wird das Haar zwar fast immer etwas geschädigt, es erholt sich aber in durchschnittlich 20 min vollständig und bleibt dann für mehrere Stunden voll funktionsfähig (Kontrollversuche nach Methode B). Störspannungen von benachbarten Sensillen traten nicht auf. Die Höhe des Rauschens (technisch bedingte Unsauberkeit der Grundlinie) betrug nur 1 bis 2% der maximalen Höhe des Rezeptorpotentials. Die Höhe des Rezeptorpotentials steht in einem günstigen Verhältnis zur Höhe der Impulse (Abb. 8 und 10).

Das Grundpotential (Potential zwischen den Elektroden, wenn das Haar in der Ruhestellung steht) änderte sich während des Versuchs langsam. Bei längerer Dauerauslenkung wird deshalb die Messung der Potentialhöhe laufend unsicherer. Für Messungen bis 2 sec nach Reizbeginn entstehen durch die Änderung des Grundpotentials keine nennenswerten Fehler.

Auch die Höhe des Rezeptorpotentials für eine bestimmte Auslenkung änderte sich meistens im Laufe eines Versuchs: mitunter in einer Stunde um 50%. Bei Meßreihen, die sich über einen längeren Zeitraum erstreckten, wurden deshalb zwischen den einzelnen Messungen laufend Kontrollmessungen für eine bestimmte Auslenkung durchgeführt. Die einzelnen Messungen wurden dann auf die zeitlich nächstliegende Kontrollmessung bezogen. Sie werden dadurch von allgemeinen, zeitlichen Änderungen der Potentialhöhe unabhängig.

Reizung. Das Haar wurde mit der hakenförmig abgebogenen Spitze eines Wolframdrahtes ausgelenkt. Es wurde in die gewünschte Richtung geschoben, so daß es sich auch bei großer Auslenkung nicht vom Reizgeber lösen konnte. Ausgangsstellung für die Reizung war stets die Ruhestellung des Haares (Abb. 6). Das Haar wurde mit Reizen von trapezförmigem Zeitverlauf gereizt (Abb. 8). Der entsprechende Spannungsverlauf wurde einem Generator entnommen und an den Lautsprecher gelegt, auf dessen Membran der Reizgeber befestigt war. Im übrigen gelten die Angaben auf S. 341f.

Da schwache Luftströmungen am Präparat nicht vermieden werden konnten, bewegte sich das frei stehende Haar laufend um seine Ruhestellung. Bei frei stehendem Haar wäre die Ausgangsstellung für die Reizung ungenügend definiert. Wesentlich bessere Ausgangsbedingungen ergaben sich bei folgender Methode: Das Haar wurde zunächst etwas in der zu untersuchenden Richtung ausgelenkt. Anschließend wurde der Reizgeber mit dem Haar so weit zurückgeführt, daß gerade keine Impulse mehr auftraten. Die Impulse setzen jedoch erst bei geringer Gegenauslenkung (Hyperpolarisation) aus (S. 346 unten). Die Einstellgenauigkeit betrug bei der benutzten Reizapparatur etwa $\frac{1}{4}$ 1°. Damit ergibt sich für die Ausgangsstellung des Haares: Gegenauslenkung (Hyperpolarisation) $1^{\circ} \pm \frac{1}{4} 1^{\circ}$. Diese Darstellung der Methode gilt nur, wenn Richtungen untersucht werden sollen, in denen Depolarisation auftritt.

II. Reaktionen auf Auslenkung

1. Ergebnisse

1. Wenn das Haar frei beweglich, aber gegen Luftströmungen geschützt in der Ruhestellung stand, traten unregelmäßig einzelne positive Impulse auf. Die Frequenz schwankte zwischen 0 und 15 Impulsen pro sec.

2. Bei Auslenkung um 10° in der 0° -Richtung wurde ein langsames negatives Potential abgeleitet, dem positive Impulse überlagert waren (Abb. 8). Die Impulsfrequenz nahm gegenüber der Ruhestellung stark zu.

3. Bei Auslenkung um 10° in der 180° -Richtung wurde ein langsames positives Potential abgeleitet. Impulse wurden nicht beobachtet.

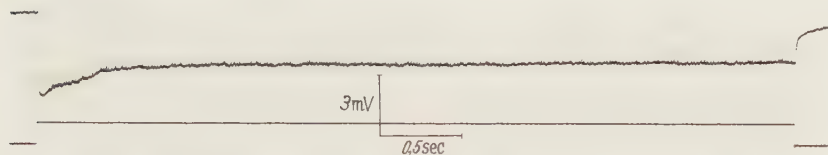


Abb. 8. Originalregistrierung der Reaktion eines Fadenhaares auf einen Trapezreiz von 2 msec Anstiegszeit. Optimale Reizamplitude in der 0° -Richtung. Ableitung nach Methode C. Oberer Elektronenstrahl: Reaktion; Ausschlag des Strahls nach unten zeigt negative Spannungsänderung an der differentiellen Elektrode an. Unterer Elektronenstrahl: Spannungsverlauf am Reizlautsprecher; Ausschlag des Strahls nach oben: Auslenkung des Haares aus der Ruhestellung. Ausschlag des Strahls nach unten: Rückkehr in die Ruhestellung. — Die Angabe der Potentialhöhe (3 mV) gilt für den oberen Elektronenstrahl

4. Bei Auslenkung um 1° in der 180° -Richtung wurden keine Impulse beobachtet. Bei Auslenkung um 1° in der 0° -Richtung traten in allen Versuchen Impulse auf.

2. Diskussion

Das bei Auslenkung in der 0° -Richtung abgeleitete langsame Potential entspricht sicher einer Depolarisation der Sinneszellmembran, weil es extrazellulär negativ in bezug auf eine weit entfernte indifferente Elektrode abgeleitet wurde und weil es die Impulsauslösung fördert (Erg. 2). Es wird als Generatorpotential bezeichnet. Das bei Auslenkung in der 180° -Richtung abgeleitete langsame Potential entspricht dann einer Hyperpolarisation der Sinneszellmembran (Erg. 3). Beide Potentiale werden als Rezeptorpotentiale bezeichnet (vgl. hierzu BURKHARDT 1961).

WOLBARSH (1961) und THURM (1962) leiteten von einzelnen mechanorezeptorischen Borsten bei Insekten mit ähnlicher Methode gleichfalls das Generatorpotential negativ und die Impulse positiv ab.

Ein Teil der Impulse, die in der Ruhestellung beobachtet wurden, wurde wahrscheinlich durch geringe Bewegungen des Haares ausgelöst (Erg. 1): Die Impulsfrequenz für die Ruhestellung kann nicht genau angegeben werden. Die Ruhestellung ist jedoch ziemlich genau eine Grenzstellung für die Impulsauslösung (Erg. 4).

III. Zeitlicher Verlauf des Generatorpotentials

1. Ergebnisse

1. Das Generatorpotential steigt nach einer Latenzzeit von weniger als 1 msec in durchschnittlich 80 msec zur Potentialspitze an (Abb. 9, Versuchsbedingungen in der Legende). Die kürzeste bisher gemessene

Anstiegszeit betrug 45 msec. Im Anstieg können zwei Phasen unterschieden werden: Einer steilen ersten Phase (bis 10 msec nach Reizbeginn) folgt eine flachere zweite Phase (Abb. 10).

2. Von der Spitze fällt das Potential innerhalb 6 sec zum Plateau ab (Abb. 9). Der Abfall erfolgt in drei Phasen. Die beiden ersten Phasen

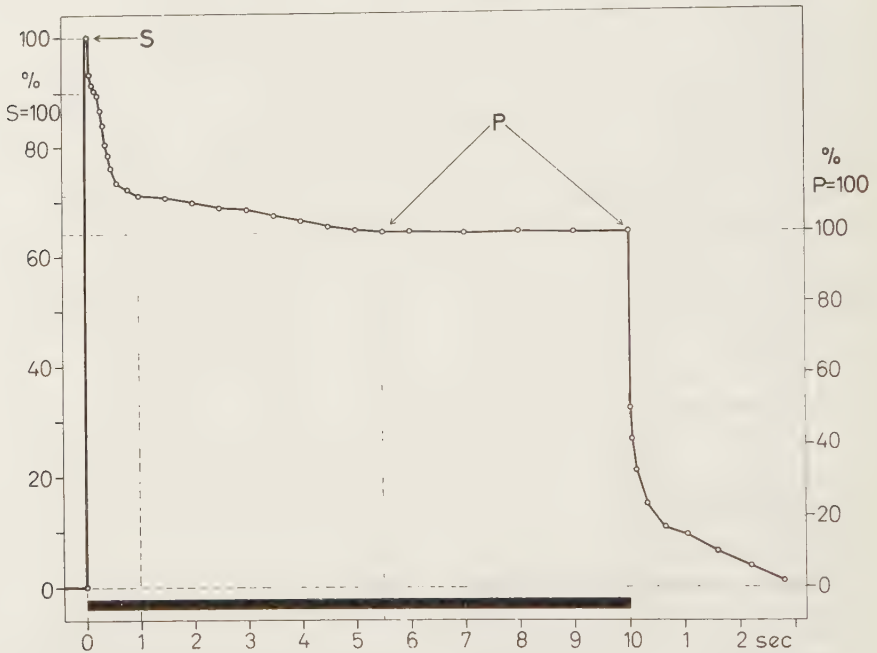


Abb. 9. Zeitlicher Verlauf des Generatorpotentials. Trapezreiz von 2 msec Anstiegszeit; optimale Reizamplitude in der 0°-Richtung; 10 sec Reizdauer. Die Ordinate gibt die Höhe des Generatorpotentials in Prozent an. Die linke Prozentskala ist auf die Potentialspitze = 100%, die rechte auf das Potentialplateau = 100% bezogen. Die gestrichelten Linien weisen auf Höhen- und Zeitwerte markanter Punkte des Potentialverlaufs hin. Unter dem Generatorpotential ist der Reiz eingezeichnet. Potentialspitze und Potentialplateau sind bezeichnet. Die Meßpunkte bis zum Plateau sind Mittelwerte aus fünf Registrierungen von einem Receptor. Die Meßpunkte im Bereich des Plateaus und im Potentialabfall nach Reizende sind einer dieser Registrierungen entnommen. Im Bereich des Plateaus wurden die Werte nach dem Verfahren der gleitenden Durchschnitte dreigliedrig ausgeglichen. Eine der ausgewerteten Registrierungen ist in Abb. 8 im Original wiedergegeben. P Potentialplateau; S Potentialspitze

verlaufen etwa exponentiell. Die dritte ist wesentlich flacher und eher linear.

3. Die Höhe des Potentialabfalls während der dritten Phase änderte sich innerhalb eines Versuchs proportional mit der Höhe des Plateaus. Von der Höhe der Potentialspitze hängt sie nicht ab.

4. Zwischen 6 und 30 sec nach Reizbeginn änderte sich die Höhe des Generatorpotentials nicht. Für spätere Zeitpunkte sind aus methodischen Gründen keine zuverlässigen Angaben möglich (S. 346).

5. Nach Reizende fällt das Generatorpotential in 0,02 sec auf 50% und in 0,5 sec auf 20% der Höhe des Plateaus ab (Abb. 9). In weiteren 2,5 sec wird linear das Ausgangspotential erreicht. Ein Überschießen über das Ausgangspotential wurde nicht beobachtet.

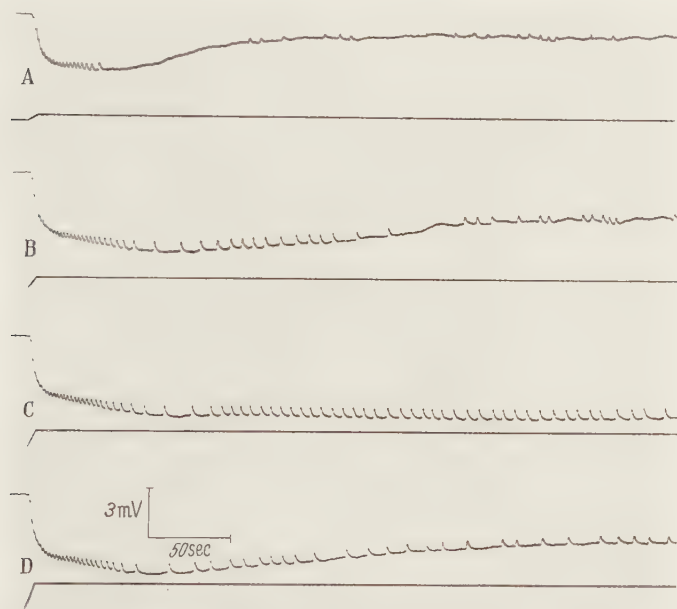


Abb. 10. Serie von Originalregistrierungen zur Abhängigkeit der Reaktion von der Größe der Auslenkung. Ausgangsstellung des Haares (nahe Ruhestellung; S. 346) und Richtung der Auslenkung bleiben konstant. Trapezreize von 6 msec Anstiegszeit in der 0°-Richtung. Nur der Beginn der Reaktionen (bis 400 msec nach Reizbeginn) ist abgebildet. Oberer Elektronenstrahl: Reaktion; unterer Elektronenstrahl: Spannungsverlauf am Reizlautsprecher. Vgl. die Legende der Abb. 8.

	A	B	C	D
Größe der Auslenkung	4°	9°	14°	19°
Höhe der Potentialspitze	3,3 mV = 67%	4,8 mV = 98%	4,9 mV = 100%	4,7 mV = 96%

Relative Einschätzung der Höhe des Potentialplateaus ist möglich. Bei optimaler Reizamplitude (C) ist der Abfall zum Potentialplateau gering. Vgl. deshalb mit Abb. 12. In B und D fast gleiche Höhe der Potentialspitze wie in C, jedoch starker Abfall zum Potentialplateau. Berichtigung des Maßstabs: 50 msec anstatt 50 sec

6. Wenn das Ausgangspotential erreicht war, wurde die Reaktion auf einen zweiten Reiz vom vorhergehenden unabhängig: Das Haar besitzt wieder seine volle Empfindlichkeit.

7. Bei mehreren Haaren war bei optimaler Auslenkung das Plateau fast so hoch wie die Potentialspitze (Abb. 10). Meistens betrug jedoch der Abfall zum Plateau 40% der Höhe der Potentialspitze (Abb. 9).

2. Diskussion

Das Generatorpotential ist phasisch-tonisch. Es kann durch die Höhe der Potentialspitze und des Potentialplateaus gekennzeichnet werden. Änderungen des Verhältnisses zwischen Spitze und Plateau innerhalb eines Versuchs werden nicht verzerrt, wenn die Höhe für das Plateau bereits 2 sec nach Reizbeginn gemessen wird, weil sich die Höhe 2 sec nach Reizbeginn und die Höhe im Plateau stets im gleichen Verhältnis ändern (Erg. 3 und S. 346).

THURM (1964) versuchte die Phasen des Generatorpotentials von Borstenfeld-Sensillen der Biene zu deuten. Das Generatorpotential der Fadenhaare scheint noch komplizierter aufgebaut zu sein als das der Borstenfeld-Sensillen. Die Phasen können noch nicht gedeutet werden.

G. Abhängigkeit des Rezeptorpotentials von der Größe und Richtung der Auslenkung

I. Vorbemerkungen

Die Abhängigkeit der Erregung von der Größe und Richtung der Auslenkung kann entweder für die Höhe des Rezeptorpotentials oder für die Impulsfrequenz bestimmt werden. Da die Impulse bereits bei geringer Hyperpolarisation ausfallen (S. 347), können Richtungen, in denen Hyperpolarisation auftritt, nur am Rezeptorpotential quantitativ untersucht werden.

Größe und Richtung der Auslenkung sind methodisch eng miteinander verbunden: Die Richtungsabhängigkeit kann nur bei einer bestimmten Größe und umgekehrt die Abhängigkeit von der Größe nur nach Festlegung der Richtung untersucht werden. Zuerst wird die Abhängigkeit des Generatorpotentials von der Größe der Auslenkung in der Richtung bestimmt, in der maximale Depolarisationen auftreten.

II. Abhängigkeit des Generatorpotentials von der Größe der Auslenkung

1. Ergebnisse

1. Für die Höhe des Potentialplateaus und für die Höhe der Potentialspitze ergaben sich Extremwert-Kennlinien (Abb. 10 und 11, Versuchsbedingungen in den Legenden).

2. Die Kurve für das Potentialplateau besitzt ein scharf ausgeprägtes Maximum. Es lag in allen Versuchen zwischen 10 und 15° Auslenkung. Für einzelne Meßreihen steigt die Kurve bis zum Maximum linear an (Abb. 12). Werden Mittelwerte über Meßreihen von verschiedenen Haaren gebildet, so wird der Anstieg der Kurve — wegen der unterschiedlichen Lage des Maximums — von 90° Auslenkung an verzerrt. Bis 90° steigt auch die Kurve für die Mittelwerte linear an.

3. Die Potentialspitze erreicht spätestens bei Auslenkung um 9° ihre größte Höhe (Abb. 12). Zwischen 9° und 16° ändert sich ihre Höhe nicht. Bei Auslenkung um 1° in bezug auf die Ruhestellung bzw. 2° in bezug auf die Ausgangsstellung des Reizgebers wurden bereits 40% der größten

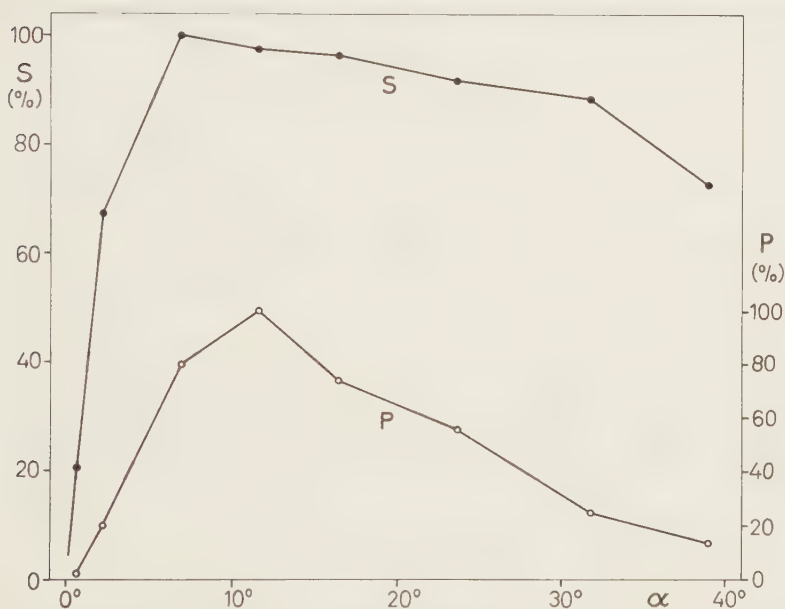


Abb. 11. Abhängigkeit der Höhe des Generatorpotentials von der Größe der Auslenkung für Auslenkungen bis zu 40° . Trapezreize von 3 msec Anstiegszeit in der 0° -Richtung. Die Abhängigkeit von der Größe der Auslenkung ist für die Höhe der Potentialspitze (mit S bezeichnete Kurve; ausgefüllte Kreise) und für die Höhe des Potentialplateaus (mit P bezeichnete Kurve; nichtausgefüllte Kreise) dargestellt. Die Abszisse gibt die Größe der Auslenkung (α) in Winkelgraden in bezug auf die Ruhestellung des Haars = 0° an. Ausgangsstellung des Haars ist 1° Gegenauslenkung (S. 346). Die Ordinate gibt die Höhe des Generatorpotentials in Prozent an. Die linke Prozentskala ist auf die maximale Höhe der Potentialspitze = 100%, die rechte auf die maximale Höhe des Potentialplateaus = 100% bezogen. Die Höhe des Plateaus ist im tatsächlichen Verhältnis zur Höhe der Spitze wiedergegeben. (Zufällig ist 100% P fast gleich 50% S ; vgl. Erg. 7 auf S. 349). Die Meßpunkte sind Mittelwerte aus je zwei Registrierungen von einem Haar

Höhe gemessen. Für kleinere Auslenkungen können die Potentialhöhen bisher nicht angegeben werden.

4. Die Kurve für die Potentialspitze steigt nicht linear, sondern etwa logarithmisch an. Da die Höhe des Plateaus linear mit der Auslenkung zunimmt, hängt das Verhältnis zwischen Spitze und Plateau von der Größe der Auslenkung ab (Abb. 10).

5. Ab 15° Auslenkung nimmt die Durchbiegung des Haarschaftes stark zu. Da die Durchbiegung bei der Berechnung der Größe der Auslenkung vernachlässigt wurde (S. 342), hängt der Abfall der Kurven nach dem Maximum von der wirksamen Haarlänge ab: Je länger sie ist, um so größer ist der Anteil der Reizamplitude, der in der Durchbiegung

verloren geht. Bei dem in Abb. 11 wiedergegebenen Versuch betrug die wirksame Haarlänge $50\ \mu$. Bei einer wirksamen Haarlänge von $30\ \mu$ und Auslenkung um 45° trat Hyperpolarisation auf.

6. Die Kurve für die Potentialspitze fällt weniger ab, als es nach der Höhe des Plateaus zu erwarten wäre (vgl. die Verhältnisse zwischen

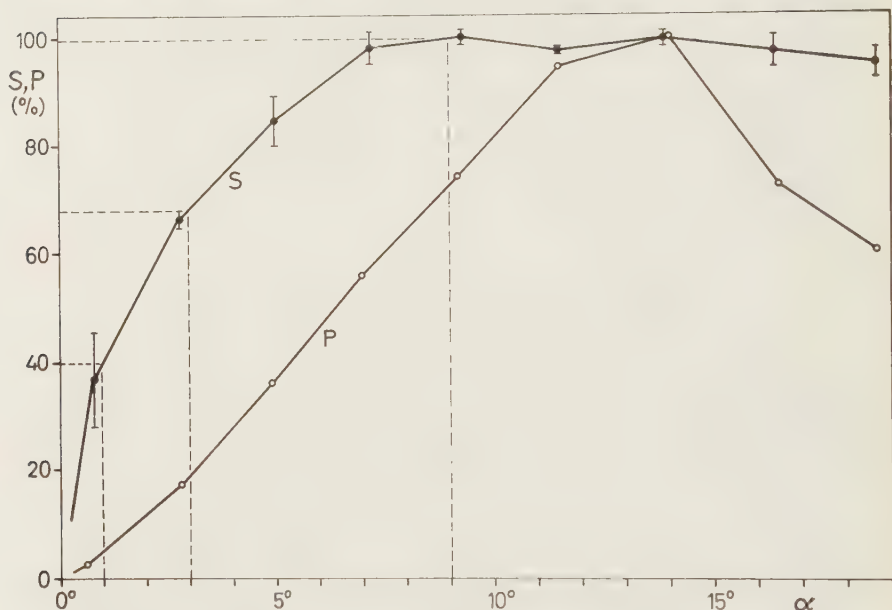


Abb. 12. Abhängigkeit der Höhe des Generatorpotentials von der Größe der Auslenkung bis zu 20° . Gleiche Reizbedingungen wie in Abb. 11. Die Abhängigkeit von der Größe der Auslenkung ist, wie in Abb. 11, für die Höhe der Potentialspitze (mit *S* bezeichnete Kurve) und für die Höhe des Potentialplateaus (mit *P* bezeichnete Kurve) dargestellt. Die maximalen Höhen der Potentialspitze und des Potentialplateaus wurden aufeinander normiert, so daß die angegebene Prozentskala für beide Kurven gilt. Die Abbildung gibt daher die Verhältnisse für einen Rezeptor wieder, dessen Generatorpotential bei optimaler Reizamplitude in der Spitze und im Plateau gleich hoch ist. Bei dieser Darstellung wird der unterschiedliche Verlauf des Anstiegs der beiden Kurven deutlicher als in Abb. 11. Die Meßpunkte der Kurve für die Potentialspitze sind Mittelwerte aus je drei Registrierungen von verschiedenen Versuchstieren. Zu den Mittelwerten sind die mittleren quadratischen Fehler des Ergebnisses angegeben. Die Meßpunkte der Kurve für das Potentialplateau sind Werte je einer Registrierung (vgl. Erg. 2 auf S. 350)

Spitze und Plateau für 2 und 39° Auslenkung in Abb. 11). Dazu ist folgendes Ergebnis interessant: Wird die Reizanstiegszeit verkürzt, so fällt die Kurve für die Potentialspitze stärker ab. Bei längerer Reizanstiegszeit fällt sie weniger ab.

2. Diskussion

Das Haar schlägt bei 12° Auslenkung am Chitinwall an. Bei weiterer Auslenkung wirkt der Haarschaft als zweiarmliger Hebel mit dem Drehpunkt am Wall: Nahe der Insertionsstelle (hier ist der kurze Arm des

Hebels befestigt) biegt sich der Haarschaft in Richtung auf die Ruhestellung. Außerdem tritt vermutlich Zug am Insertionsapparat auf. Bei Auslenkung über 12° nimmt nur der Eingangreiz weiter zu. Der Nutzreiz nimmt ab. Die Höhe des Generatorpotentials folgt dem Nutzreiz.

Mit dieser Hypothese kann die Form der Kennlinien erklärt werden (Erg. 1 und 2). Sie wird durch folgende Beobachtungen gestützt:

1. Nach Abbildungen von SIHLER (1924) und eigenen Untersuchungen an Totalpräparaten muß angenommen werden, daß das Haar spätestens bei 20° Auslenkung am Wall anschlägt (Abb. 3).

2. Ab 15° Auslenkung nimmt die rücktreibende Kraft stark zu (Erg. 5; starke Durchbiegung; vgl. auch Erg. 6 auf S. 344).

3. In schwachen Luftströmungen wird das Haar um etwa 10° in der Vorzugsebene ausgelenkt. In starken Strömungen wird die Auslenkung kaum größer.

Der scheinbar zu geringe Abfall der Kurve für die Potentialspitze (Erg. 6) kann folgendermaßen erklärt werden: Während einer Auslenkung um 40° wird kurzzeitig die optimale Auslenkung von 12° durchlaufen: Sie wirkt sich um so stärker auf die Höhe der Potentialspitze aus, je langsamer der Reiz ansteigt. Denn das Haar befindet sich dann während der Auslenkung länger im optimalen Bereich.

III. Abhängigkeit des Rezeptorpotentials von der Richtung der Auslenkung

1. Methodik

Aus den Extremwert-Kennlinien (S. 350ff.) folgt, daß die Richtungsabhängigkeit bei möglichst kleiner Auslenkung bestimmt werden muß. Vollständige Meßreihen bei weniger als 12° Auslenkung gelangen bisher nicht. In den Versuchen der Abb. 13 wurde das Haar in allen Richtungen um 12° (optimale Größe der Auslenkung für die 0° -Richtung) ausgelenkt. Schwierigkeiten entstehen durch die Dauer der Versuche (S. 346) und durch Einstellfehler für die Ausgangsstellung (S. 346) und für die wirksame Haarlänge (S. 342). Bei der Auslenkung gegen starke rücktreibende Kräfte in Richtungen im Bereich um 90° treten leicht nicht-reversible Änderungen der Kennlinien — hauptsächlich wohl durch Änderung der Ruhestellung — auf.

Da das Verhältnis zwischen der Höhe der Potentialspitze und der Höhe des Potentialplateaus bei optimaler Auslenkung in den einzelnen Versuchen sehr unterschiedlich ausfällt (Erg. 7 auf S. 349), ist es zulässig, den Maßstab für die Skalen in Abb. 13 so zu wählen, daß 100% der Höhe des Plateaus gleich 50% der Höhe der Spitze sind. Der Vergleich zwischen der Höhe der Spitze und des Plateaus wird dadurch für die einzelnen Richtungen erleichtert und Abb. 13 kann besser mit Abb. 11 verglichen werden.

2. Ergebnisse

1. Bei Hyperpolarisation trat keine Potentialspitze auf. Das Potential steigt langsam auf ein Plateau an. Es wird durch die Höhe des Plateaus gekennzeichnet.

2. Bei allen untersuchten Haaren trat in der einen Richtung der Vorzugsebene (0° -Richtung) maximale Depolarisation und in der Gegenrichtung (180° -Richtung) maximale Hyperpolarisation auf (Abb. 13). Abweichungen zwischen der Vorzugsebene und der Richtung maximaler

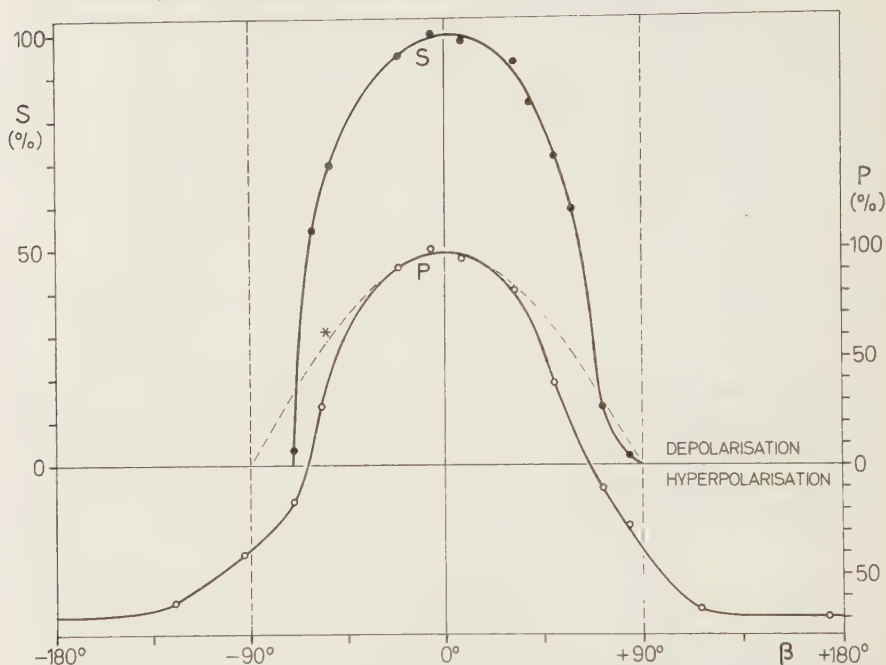


Abb. 13. Abhängigkeit der Höhe des Rezeptorpotentials von der Richtung der Auslenkung. Trapezreize von 3 msec Anstiegszeit. Die Größe der Auslenkung bleibt konstant ($\alpha = 12^\circ$). Ausgangsstellung des Haares ist stets die Ruhestellung. Die Abhängigkeit von der Richtung der Auslenkung ist für die Höhe der Potentialspitze (mit S bezeichnete Kurve) und für die Höhe des Potentialplateaus (mit P bezeichnete Kurve) dargestellt (vgl. Abb. 11). Auf der Abszisse ist die Richtung der Auslenkung (β) aufgetragen (vgl. Abb. 6). Die Ordinate gibt die Höhe des Rezeptorpotentials in Prozent an. Depolarisation ist von der Nulllinie aus nach oben, Hyperpolarisation von der Nulllinie aus nach unten aufgetragen. Die linke Prozentskala ist auf die maximale Höhe der Potentialspitze = 100% bezogen, die rechte Prozentskala auf die maximale Höhe des Potentialplateaus = 100% bezogen. Die strich-punktierte, mit * bezeichnete Kurve stellt die cos-Funktion für Winkel von 0° bis $\pm 90^\circ$ dar. Sie ist auf die maximale Höhe des Potentialplateaus normiert. Die Meßpunkte beider Kurven sind Mittelwerte aus durchschnittlich sechs Registrierungen von zwei Rezeptoren. Beachte: 100% $P = 50\%$ S . Diese Festsetzung ist willkürlich (begründet S. 533)

Depolarisation wurden nicht beobachtet (Bestimmungsgenauigkeit für beide $\pm 10^\circ$).

3. Die Kurve für das Potentialplateau kann als verzerrte cos-Funktion bezeichnet werden ($\cos 0^\circ = 1$ = Höhe des Potentialplateaus in der 0° -Richtung). Die Verzerrungen können in drei Punkte gegliedert werden (Abb. 13):

a) Die maximale Hyperpolarisation war stets kleiner als die maximale Depolarisation. In einigen Versuchen betrug sie nur 20%, in

Abb. 13 etwa 70% der maximalen stationären Depolarisation. In der 180°-Richtung wurde die Höhe der Hyperpolarisation meistens ab 5° Auslenkung von weiterer Auslenkung unabhängig.

b) Bei Auslenkung um 12° änderte sich die Höhe der Hyperpolarisation in den Richtungen zwischen 180° und $\pm 120^\circ$ nicht.

c) Die Nulldurchgänge der Kurve für das Potentialplateau liegen bei +66° und -63° und nicht bei $\pm 90^\circ$.

4. Die Kurve für die Potentialspitze verläuft ähnlich wie die Kurve für das Potentialplateau (Abb. 13). Jedoch wird das Verhältnis zwischen der Höhe der Spitze und der Höhe des Plateaus um so größer, je kleiner die Höhe des Plateaus wird. Kleine Depolarisationsspitzen traten noch in Richtungen auf, in denen für das Plateau bereits Hyperpolarisation gemessen wurde (Richtungen -70°, +72° und +84° in Abb. 13).

5. Der Verlauf der Kennlinien für die Größe der Auslenkung ändert sich von der 0°-Richtung zu den 90°-Richtungen fortlaufend: Die Höhe des Maximums nimmt ab und seine Lage verschiebt sich zu kleineren Auslenkungen.

6. Bei Auslenkungen um 2° trat in allen Richtungen zwischen 0° und $\pm 90^\circ$ Depolarisation auf (nahe 90° mitunter keine meßbare Veränderung des Ausgangspotentials).

7. In allen Richtungen zwischen 180° und $\pm 90^\circ$ trat unabhängig von der Größe der Auslenkung Hyperpolarisation auf (bei kleiner Auslenkung gleiche Einschränkung wie bei Erg. 6).

3. Diskussion

Folgende Ergebnisse sprechen für die Annahme, daß die Höhe des Potentialplateaus bei konstanter und hinreichend kleiner Auslenkung der cos-Funktion folgen würde:

1. Da bereits bei Auslenkung um 1° in der 180°-Richtung Hyperpolarisation auftritt (S. 347) und das Haar frei beweglich etwa in der Mitte des Walls steht (S. 345), kann die Hyperpolarisation nicht durch Behinderung der Auslenkung durch den Wall erklärt werden: Für gegenüberliegende Auslenkungen muß eine entgegengesetzte Wirkung auf den distalen Fortsatz der Sinneszelle angenommen werden.

2. In der 0°-Richtung wurde maximale Depolarisation und in der 180°-Richtung maximale Hyperpolarisation gemessen (Erg. 2).

3. Für kleine Auslenkungen grenzt die Ebene ($-90^\circ \leftrightarrow +90^\circ$) den Depolarisationsbereich vom Hyperpolarisationsbereich ab (Erg. 6 und 7).

Danach ist folgender Ansatz berechtigt: Die Komponente einer Auslenkung, die auf die 0°-Richtung (bzw. 180°-Richtung) entfällt, wirkt depolarisierend (bzw. hyperpolarisierend). Die auf die 90°-Richtungen entfallenden Komponenten sind wirkungslos. Dies entspricht der cos-Funktion, wenn die Größe der Auslenkung konstant bleibt.

Die Abweichungen von der $\cos$ -Funktion, die bei einer Auslenkung von 12° beobachtet wurden, können aus dem Verlauf der Kennlinien für die Größe der Auslenkung erklärt werden:

Bei Abweichung von der 180° -Richtung wird die Komponente, die auf diese Richtung entfällt, kleiner. Die Abnahme wirkt sich aber auf die Höhe der Hyperpolarisation zunächst nicht aus, da sie im Sättigungsbereich der Kennlinie erfolgt (Erg. 3a und b).

Bei Abweichung von der 0° -Richtung nimmt die Depolarisation stärker ab, als nach der $\cos$ -Funktion zu erwarten wäre, weil sich das Maximum der Kennlinien zu kleineren Auslenkungen verschiebt (Erg. 5): Es wird fortlaufend tiefer im abfallenden Ast der Kennlinien gemessen. Bei Auslenkung um 12° wurde in den Richtungen zwischen 65° und 90° für das Potentialplateau Hyperpolarisation gemessen (Erg. 3c). Bei kleinerer Auslenkung trat in diesen Richtungen Depolarisation auf (Erg. 6). Bei Auslenkung um 12° werden die kleinen, optimalen Auslenkungen kurzzeitig durchlaufen: Es treten Depolarisationsspitzen auf (Erg. 4; vgl. S. 353).

Bei kleinerer Auslenkung als 12° würde die Richtungsabhängigkeit der Potentialhöhe weniger durch die Nicht-Linearität der Kennlinien beeinflusst: Es würde sich bessere Übereinstimmung mit der $\cos$ -Funktion ergeben.

Das Verhältnis zwischen der Höhe der Potentialspitze und der Höhe des Potentialplateaus ändert sich mit der Richtung (Erg. 4), weil zwischen der Höhe der Spitze und der Größe der Auslenkung eine logarithmische Beziehung besteht und weil sich die kleineren, optimalen Auslenkungen auf die Höhe der Spitze auswirken (S. 350 ff.; vgl. Abb. 13 mit Abb. 11).

IV. Zusammenfassende Diskussion

1. Darstellungsmethode

Die Abhängigkeit der Höhe der stationären Depolarisation von der Größe und Richtung der Auslenkung wird durch Isohypsen im Größen-Richtungs-Feld dargestellt (nähere Angaben in den Legenden von der Tabelle und Abb. 14). Der Verlauf der Isohypsen für 0% und 30% hängt stark von der wirksamen Haarlänge ab (S. 351; Abb. 14 gilt für $30\ \mu$ wirksame Haarlänge).

2. Ergebnisse

1. Der Bereich, in dem stationäre Depolarisation auftritt, umfaßt weniger als 10% der Fläche des Größen-Richtungs-Feldes (Abb. 14). Er ist allseitig vom Hyperpolarisationsbereich umgeben.

2. Bei Auslenkung durch Luftströmungen können höchstens 10% der Fläche des Depolarisationsbereiches und nur 1% der Fläche des

Tabelle. Größe und Richtung von Auslenkungen, bei denen im Potentialplateau eine Depolarisation von 0, 30, 60 oder 90% der maximalen Höhe des Plateaus gemessen wurde

Stationäre Depolarisation	Größe der Auslenkung (α)	Richtung der Auslenkung (β)	Quellenachweis	Stationäre Depolarisation	Größe der Auslenkung (α)	Richtung der Auslenkung (β)	Quellenachweis
90 %	12°	—24°	Abb. 13	30 %	12°	—56°	Abb. 13
90 %	12°	+22°	Abb. 13	30 %	12°	+54°	Abb. 13
90 %	11°	0°	Abb. 12	30 %	4°	0°	Abb. 12
90 %	14°	0°	Abb. 11 + 12; Mittel	30 %	30°	0°	Abb. 11
60 %	12°	—46°	Abb. 13	0 %	12°	—63°	Abb. 13
60 %	12°	+43°	Abb. 13	0 %	12°	+66°	Abb. 13
60 %	7°	0°	Abb. 12	0 %	0°	beliebig	(Abb. 12)
60 %	22°	0°	Abb. 11	0 %	45°	0°	S. 352

Aus Abb. 13 können für eine bestimmte stationäre Depolarisation (P-Kurve) zwei β -Werte entnommen werden. Die Größe der Auslenkung beträgt in Abb. 13 konstant 12°. Aus Abb. 11 können für entsprechende Depolarisationen (P-Kurve) zwei α -Werte entnommen werden. Auslenkungsrichtung ist in Abb. 11 die 0°-Richtung. Für Auslenkungen bis 15° wird ersatzweise Abb. 12 gewählt. Beachte: Generatorpotential = Depolarisation. Für jede stationäre Depolarisationshöhe sind also vier Auslenkungen in Größe und Richtung bekannt.

Hyperpolarisationsbereiches (zusammen 2% der Gesamtfläche) ausgenutzt werden.

Dieser Berechnung liegt folgende Überlegung zugrunde: In der Vorzugsebene wird das Haar in starken Luftströmungen höchstens um 15° in beiden Richtungen ausgelenkt (S. 353). Danach begrenzt die Kurve der Abb. 7 den Bereich, der in starken Luftströmungen ausgenutzt werden kann. Denn diese Kurve gibt für die verschiedenen Auslenkungsrichtungen die Größe der Auslenkung bei konstanter rücktreibender Kraft an.

3. Diskussion

In Luftströmungen ist der Arbeitsbereich des Haares klein. In ihm liegt aber die maximale Höhe der Depolarisation und auch der Hyperpolarisation (Abb. 14; S. 355).

Für die 0°-Richtung konnte gezeigt werden, daß zwischen dem Abfall der Kennlinien und dem Anschlagen des Haares am Wall ein ursächlicher Zusammenhang besteht (S. 353). Von der 0°-Richtung zu den 90°-Richtungen verschiebt sich das Maximum der Kennlinien fortlaufend zu kleineren Auslenkungen (S. 355), und der Depolarisationsbereich wird eingeeengt (Abb. 14): Es muß am Insertionsapparat Strukturen geben, die die freie Auslenkung des Haares fortlaufend enger

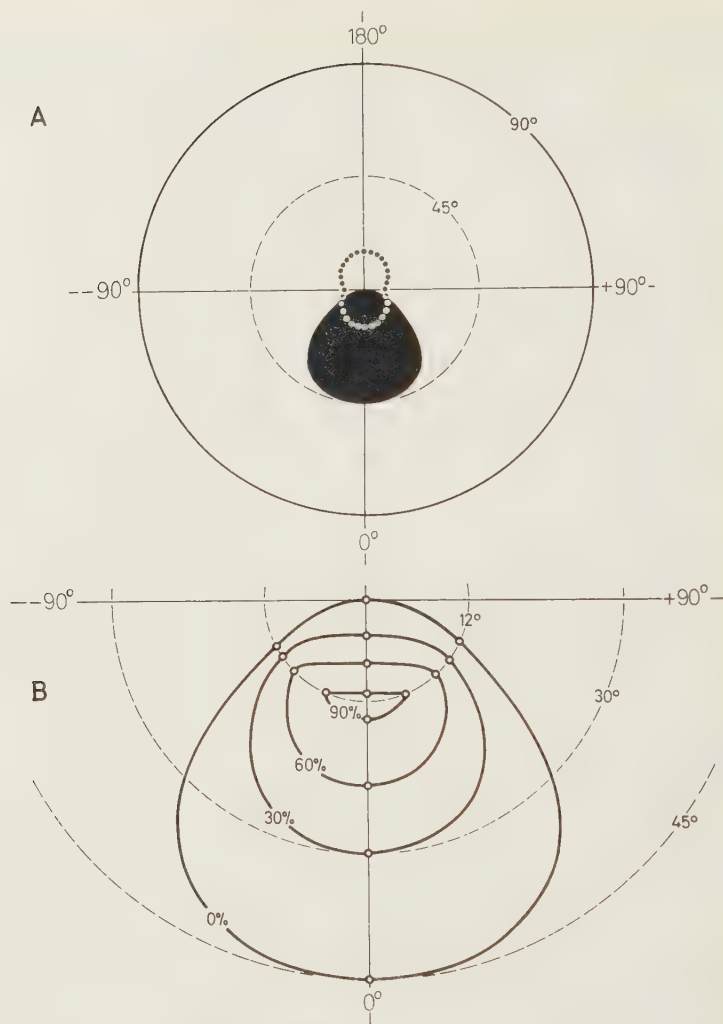


Abb. 14. Isohyps für stationäre Depolarisation. Auf dem Radius des Richtungskreises wird die Größe der Auslenkung ($0-90^\circ$) linear aufgetragen. Jeder Auslenkung aus der Ruhestellung ist dann ein Punkt der Kreisfläche eindeutig zugeordnet. Die Punkte der in der Tabelle aufgeführten Auslenkungen werden bestimmt. Je vier dieser Punkte sind durch gleiche, stationäre Depolarisationshöhe ausgezeichnet (1. Spalte der Tabelle). Eine durch sie gelegte Kurve kann als Isohypse für die zugehörige Depolarisationshöhe bezeichnet werden. A Der Bereich, in dem stationäre Depolarisation auftritt, ist als schwarze Fläche eingezeichnet. Er wird von der 0%-Isohypse begrenzt. Die Kurve der Abb. 7 ist punktiert eingezeichnet. B Der Depolarisationsbereich, stärker vergrößert. Die Auslenkungen der Tabelle mit den zugehörigen Isohyps für 0, 30, 60 und 90 % sind eingezeichnet

begrenzen. Die Untersuchungen über das Bewegungsverhalten des Haares in schwachen Luftströmungen (S. 339) und über die Richtungsabhängigkeit der rücktreibenden Kräfte (S. 342 ff.) stimmen mit dieser Forderung überein (vgl. in Abb. 14 die Form der 0%-Isohypse mit der

Form der punktierten Kurve). Welche Struktur des komplizierten Insertionsapparates hierfür verantwortlich ist, kann bisher nicht gesagt werden. Der obere Rand des Walls umgibt das Haar etwa kreisförmig und kann deshalb nur eine richtungsunabhängige Begrenzung der Auslenkung auf 120° bewirken (S. 335).

THURM (1963) untersuchte an Borstenfeld-Sensillen der Biene die Richtungsabhängigkeit bei „totaler Abbiegung“ der Borste: Die Impulsfrequenz folgt etwa der Funktion $\cos \beta + 1$. Zwischen den Borstenfeld-Sensillen der Biene und den Fadenhaaren von *Periplaneta americana* besteht offenbar folgender grundlegende Unterschied: Die Erregung wird bei den Borstenfeld-Sensillen durch Abbiegung über den Rand des „Trichters“ erhöht, bei den Fadenhaaren dagegen durch Abbiegung über den Wall herabgesetzt. Bei größtmöglicher Auslenkung wurde bei den Fadenhaaren in allen Richtungen Hyperpolarisation beobachtet (Abb. 14).

H. Diskussion unter dem Gesichtspunkt der biologischen Bedeutung

Die Fadenhaare sind als Kontaktrezeptoren nicht geeignet: Der Depolarisationsbereich ist klein und die Beziehung zwischen der Größe der Auslenkung und der Erregung mehrdeutig (Abb. 11 und 14). Darüberhinaus gilt die Annahme, daß die Länge der Fadenhaare die Berührung mit dem Boden gewährleistet (SIHLER 1924), für *Periplaneta americana* nicht: Die Cerci sitzen so weit dorsal am Abdomen, daß die Fadenhaare — selbst wenn die Schabe durch enge Spalten kriecht — frei in der Luft hängen.

PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936a) beobachteten eine empfindliche Reaktion der Fadenhaare auf schwache Luftbewegungen. Die Fadenhaare lösen eine Fluchtreaktion aus (ROEDER 1948a, 1963). Sie sind zur Rezeption schwacher Luftbewegungen hervorragend geeignet: In den Richtungen maximaler Depolarisation und Hyperpolarisation sind sie leicht beweglich (S. 354). Die Höhe der Potentialspitze nimmt logarithmisch mit der Größe der Auslenkung zu (S. 351): Kleinste Auslenkungen lösen Generatorpotentiale aus.

Da die Vorzugsebenen von Haaren verschiedener Reihen eine unterschiedliche Lage zur Längsachse des Cercus besitzen und linker und rechter Cercus spiegelbildlich gleich sind (S. 341 und 338), ist eine Richtungsempfindlichkeit für das Gesamtorgan prinzipiell gegeben. Ob die Reizrichtung zentral ausgewertet wird, ist bisher nicht bekannt.

Ein Potentialplateau tritt nur in sehr gleichmäßigen Luftströmungen auf. Seine biologische Bedeutung ist deshalb wahrscheinlich gering. Die Bedeutung des Potentialplateaus für die Analyse des Rezeptionsmechanismus wird dadurch nicht beeinträchtigt.

Nach dem Anschlagen des Haares am Wall fallen die Kemnlinien ab (Abb. 11). Der distale Fortsatz der Sinneszelle und vielleicht auch Teile

des mechanischen Übertragungssystems sind dadurch vor Überlastung geschützt. Eine Schutzvorrichtung erscheint für diese empfindlich eingestellten „Meßinstrumente“ sinnvoll.

Zusammenfassung

Auf einem Cercus stehen etwa 220 Fadenhaare. Jedes Haar besitzt eine Sinneszelle. Es ist in einer Kuppel eingelenkt und von einem Wall umgeben.

Die Haare sind regelmäßig in Längsreihen angeordnet. Haare einer Reihe stimmen in den wesentlichen Merkmalen überein: Die Untersuchungen werden auf eine Reihe beschränkt.

Mit der Adhäsionskraft zwischen einer kleinen Lackkugel und dem Haarschaft wird die Richtungsabhängigkeit der rücktreibenden Kraft gemessen: Bei Auslenkung in einer bestimmten Ebene (Vorzugsebene) ist die rücktreibende Kraft besonders klein. In schwachen Luftströmungen bewegen sich deshalb die Haare — unabhängig von der Richtung der Strömung — in ihrer Vorzugsebene.

Das Rezeptorpotential und die Impulse eines Fadenhaares werden mit Kapillarelektroden in der Kuppel abgeleitet.

Die Richtungsabhängigkeit des Rezeptorpotentials wird untersucht: In der einen Richtung der Vorzugsebene tritt ein maximales phasisch-tonisches Generatorpotential auf, in der Gegenrichtung maximale Hyperpolarisation. Bei Auslenkung um 120° ändert sich die Höhe des Rezeptorpotentials etwa wie der Kosinus der Auslenkungsrichtung. Die Abweichungen von der $\cos$ -Funktion nehmen mit der Größe der Auslenkung zu. Sie werden teilweise durch Strukturen, die die freie Auslenkung des Haares begrenzen, verursacht.

Die Abhängigkeit des Generatorpotentials von der Größe der Auslenkung wird in der optimalen Richtung untersucht: Die Höhe der Potentialspitze nimmt logarithmisch und die Höhe des Potentialplateaus linear mit der Größe der Auslenkung zu. Bei 120° Auslenkung schlägt das Haar am Wall an: Bei weiterer Auslenkung fallen die Kennlinien ab.

Die Fadenhaare sind zur Rezeption schwacher Luftströmungen hervorragend geeignet: Wenn sie abwechselnd um jeweils 10° in den beiden Richtungen der Vorzugsebene ausgelenkt werden, erreicht das Generatorpotential bereits 40% seiner maximalen Höhe. Der Wall schützt den rezeptiven Apparat vor Überlastung.

Summary

Approximately 220 filiform hairs are to be found on each cercus (Fig. 4). Each hair has a single sensory cell and is located in a sharp walled indentation on top of a mound (Fig. 3).

The hairs are arranged in regular columns. In any one column all the hairs are essentially alike (Fig. 5). This paper concerns the hairs of a single column.

The elastic forces within the hairs were measured in different directions with the help of adhesion between the hair shaft and a tiny ball of dry varnish. Along one preferential plane the elastic forces were especially small (Fig. 6 and 7). Thus weak air currents bend the hair along this plane regardless of the direction they come from.

Receptor potentials and impulses from individual hairs were picked up by glass capillary electrodes inserted in the mound at the base of the hair (Fig. 3 and 8).

The amplitude of the receptor potential depends upon the direction in which the hair is bent (Fig. 14). A maximum phasic-tonic generator potential occurs by bending the hair in one direction along the preferential plane and a maximum hyperpolarization by bending it in the opposite direction (Fig. 9 and 13). Within the first 12° of deflection the amplitude of the receptor potential follows fairly closely upon the cosine of the direction of deflection (Fig. 13). The deviation from the cosine function increases with increasing deflection (Fig. 14). This deviation is caused at least in part by structures about the base of the hair which limit its free movement.

The amplitude of the generator potential also depends on the degree of deflection along the preferential plane (Fig. 10). The peak generator potential rises with the logarithm whereas the ensuing plateau rises linearly with the degree of deflection (Fig. 12). At 12° the hair shaft reaches the wall of the indentation. Further bending yields lower potentials (Fig. 11).

The filiform hairs are excellently adapted to function as receptors for weak air currents. The generator potential rises to 40% of maximum when the hair describes only a two degree arc along the preferential plane, from 1° on one side of the resting position to 1° on the other side (Fig. 12). The steep walls around the base protect the receptive apparatus from excessive strain.

Literatur

- AUTRUM, H.: Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **23**, 332—373 (1936).
- Schallempfang bei Tier und Mensch. Naturwissenschaften **30**, 69—85 (1942).
- BURKHARDT, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. Ergebn. Biol. **22**, 226—267 (1960).
- Allgemeine Sinnesphysiologie und Elektrophysiologie der Rezeptoren. Fortschr. Zool. **13**, 146—189 (1961).
- BURMEISTER, H.: Handbuch der Entomologie. Berlin 1839.
- GRABER, V.: Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei Tieren. Biol. Zbl. **5**, 449—459 (1885).
- HASKELL, P. T.: Hearing in certain Orthoptera. 1. Physiology of sound receptors. J. exp. Biol. **33**, 756—766 (1956).
- 2. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation. J. exp. Biol. **33**, 767—776 (1956).

- HOFFMANN, C.: Vergleichende Physiologie der mechanischen Sinne. Fortschr. Zool. **16**, 268—332 (1963).
- Bau und Vorkommen von proprioceptiven Sinnesorganen bei den Arthropoden. Ergebn. Biol. **27**, 1—38 (1964).
- KATSUKI, Y., and N. SUGA: Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan. Proc. Japan. Acad. **34**, 633—638 (1958).
- KOLBE, H.: Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- PACKARD, A. S.: The caudal styles of insects. Sense organs i. e. abdominal antennae. Amer. Naturalist **4**, 620—621 (1871).
- PUMPHREY, R. J., and A. F. RAWDON-SMITH: Synchronized action potentials in the cercal nerve of the cockroach (*Periplaneta americana*) in response to auditory stimuli. J. Physiol. (Lond.) **87**, 4 P. (1936).
- — Hearing in insects: The nature of the response of certain receptors to auditory stimuli. Proc. roy. Soc. B **121**, 18—27 (1936).
- — Synaptic transmission of nerve impulses through the last abdominal ganglion of the cockroach. Proc. roy. Soc. B **122**, 106—118 (1937).
- RATH, O. vom: Über die Hauptsinnesorgane der Insekten. Z. wiss. Zool. **46**, 413—447 (1888).
- ROEDER, K. D.: Organization of the ascending giant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). J. exp. Zool. **108**, 243—262 (1948).
- The effect of anticholinesterases and related substances on nervous activity in the cockroach. Bull. Johns Hopk. Hosp. **83**, 587—600 (1948).
- The physiology and pharmacology of synapses in the nervous system of the cockroach, *Periplaneta americana*. XVIII. Int. Physiol. Congr., Abstr. p. 453. Copenhagen 1950.
- Nerv cells and insect behaviour. 6. Evasive behaviour in the cockroach. Cambridge: Harvard University Press 1963.
- L. TOZIAN, and E. A. WEIANT: Endogenous nerve activity and behaviour in the Mantis and cockroach. J. Insect Physiol. **4**, 45—62 (1960).
- SCHWARTZKOPFF, F. J.: Vergleichende Physiologie des Gehörs. Fortschr. Zool. **12**, 206—264 (1960).
- Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. **15**, 213—336 (1962).
- SIHLER, H.: Die Sinnesorgane an den Cerei der Insekten. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **45**, 519—580 (1924).
- THURM, U.: Ableitung der Rezeptorpotentiale und Nervenimpulse einzelner Cuticula-Sensillen bei Insekten. Z. Naturforsch. **17b**, 285—286 (1962).
- Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrößen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld-Sensillen von Bienen. Z. vergl. Physiol. **46**, 351—382 (1963).
- Das Rezeptorpotential einzelner mechanorezeptorischer Zellen von Bienen. Z. vergl. Physiol. **48**, 131—156 (1964).
- WOLBARSH, M. L.: Electrical characteristics of insect mechanoreceptors. J. gen. Physiol. **44**, 105—122 (1960).
- YAMASAKI, T., and T. NARAHASHI: Synaptic transmission in the last abdominal ganglion of the cockroach. J. Insect. Physiol. **4**, 1—13 (1960).

RALF NICKLAUS

Zoologisches Institut der Universität
6 Frankfurt a. M., Siesmayerstraße 70

Lebenslauf

Am 17. Juli 1936 wurde ich als Sohn des Oberingenieurs ERICH NICKLAUS und seiner Ehefrau MARGARETE in Berlin-Charlottenburg geboren. Meine Kindheit und das erste Schuljahr verlebte ich in Berlin-Spandau. Während der beiden letzten Kriegsjahre war ich zunächst in Ostpreußen und anschließend in Sachsen. Nach dem Krieg kehrte ich nach Spandau zurück. Von 1947 bis zum Abitur im Jahre 1956 besuchte ich dort das Kant-Gymnasium. Seither studiere ich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München. In den ersten Semestern beschäftigte ich mich hauptsächlich mit Physik und Philosophie. Im vierten Semester wandte ich mich der Biologie zu. 1959 begann ich meine Doktorarbeit. Herrn Prof. Dr. HANSJOCHM AUTRUM danke ich für das Thema und die Unterstützung bei der Arbeit.

